ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 91

3

МАРТ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Ответственный редактор номера **К. Л. Виноградова**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. М. Бобылева*, *З. Ю. Иванова* и *Я. Л. Сухова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 2: 20.02.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 26.02.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 13.7. Уч.-изд. л. 16.0. Тираж 422 экз. Тип. зак. № 67. С 31

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал».
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

УДК 581.1; 581.8

© Ю. В. Гамалей

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ БАЗИС ДЕШИФРИРОВАНИЯ МЕТЕОИНФОРМАЦИИ РАСТЕНИЙ

Yu. V. GAMALEI. STRUCTURAL AND FUNCTIONAL BASIS OF DECODING OF PLANT METEOINFORMATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: gamalei@mail15.com
Поступила 09.11.2005

Дан обзор реконструкций погодных и климатических флуктуаций по структуре годичных колец вторичной ксилемы с позиции современных данных о роли ксилемного и флоэмного транспорта в формировании структурных параметров клеток годичного кольца. Показано, что два ведущих параметра, используемых в процессе реконструкций, — величина клеток ксилемы и объем вторичного утолщения их оболочки — отражают динамику интенсивности ксилемного и флоэмного транспорта в ходе вегетации. Проанализировано влияние факторов водного режима на интенсивность ксилемного транспорта, факторов температуры и солнечной радиации — на интенсивность флоэмного. Объяснены эмпирически наблюдаемые и используемые при дешифрировании структуры ксилемы связи между климатическими факторами и характеристиками трахеид, зависимыми от сезонной динамики интенсивности ксилемного и флоэмного транспорта. Уточнены физиологические механизмы, контролирующие регистрацию изменений погодных условий в структурных параметрах трахеид. Обсуждаются информационные перспективы развития дендро- и гербохронологии.

Ключевые слова: ксилемный транспорт, флоэмный транспорт, среда, влажность, температура, структура ксилемы, дендрохронология, гербохронология.

Способность сосудистых растений записывать в виде структуры древесины и хранить в течение столетий метеорологическую информацию, сочетая в себе функции нескольких метеоприборов-самописцев, давно известна, широко использовалась и обсуждалась натуралистами многих профилей в самых разных целях (Douglass, 1919; Чижевский, 1995; Ловелиус, 1979; Филатов, 1997, и др.). Дендрохронология, которую точнее следовало бы именовать ксилохронологией, основана на 1) метеозависимости признаков структуры ксилемы в период формирования и 2) ее полной консервации в ходе дальнейшей жизни и после смерти растений в связи с лигнификацией элементов вторичной ксилемы (Яценко-Хмелевский, 1954; Ловелиус, 1979; Schweingruber, 1993, 2001; Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000). В последнее время вскрыты новые, более глубокие связи между динамикой факторов среды и флуктуациями признаков древесины, что позволяет уточнить расшифровку информации, заложенной в структуре ксилемы. Показано, в частности, что два ведущих признака, используемые при анализе структуры древесины, — размер клеток и толщина их оболочки — непосредственно отражают интенсивность ксилемного и флоэмного транспорта в момент формирования клеток ксилемы (Гамалей, 2004а, б). Как связана интенсивность ксилемного и флоэмного потоков с фак-

торами среды обитания, теперь известно более детально, и эти знания могут быть полезны при интерпретации ксилограмм. Цель данной статьи — познакомить с ними специалистов, для которых факторный анализ ксилограмм представляет тот или иной интерес.

Рост растений

Одно из специфических свойств клеточной системы растений — открытый рост, базирующийся на потоковых свойствах света и воды. Пролонгированный с определенной периодичностью рост отражен модульной морфологией растений. Анатомически последовательность циклов развития прослеживается по структуре проводящей системы, наслаиваемой из года в год и сохраняемой в ксилемной части в течение всей жизни. Колебательный характер онтогенеза на поперечных срезах отражен кольцевой структурой древесины, но если бы была возможность получать не поперечные, а продольные срезы, стало бы очевидно, что годичные или иные по ритмике кольца — это витки спиралей открытого роста. Каждый очередной виток циркуляции воды, пройдя восходящий путь по ксилеме и нисходящий по флоэме, возвращается не к истоку, а во вновь формируемый метамер. Поток сам прокладывает себе путь внутри клеточной системы: транспортный канал формируется вместе с передвижением экссудата, индуцирующего апоптоз (автолиз цитоплазмы) в формирующихся проводящих элементах флоэмы и ксилемы. Для форм открытого роста нет разницы между развитием транспортных коммуникаций и выполнением ими транспортной функции. Челночная модель циркуляции воды и формирования ксилемного и флоэмного каналов объясняет противофазный ритм ксилемного и флоэмного транспорта и последовательную смену развития листовых и корневых структур в онтогенезе (Гамалей, 2004а).

Среди методов измерения динамики роста растений анализ ксилограмм — один из наиболее информативных. Он позволяет реконструировать динамику роста в течение всего онтогенеза. При этом есть возможность оценить флуктуации и степень оптимальности погодных условий для развития растений по всей совокупности метеофакторов. С выяснения динамики ширины годичных колец древесины обычно и начинается дендрохронологический анализ (Ловелиус, 1979; Schweingruber, 1993, 2001; Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000).

Водное насыщение почвы и ксилемный транспорт

Интенсивность восходящего транспорта воды через внутриклеточное давление контролирует степень растяжения клеток в период их дифференциации в качестве проводящих элементов ксилемы. Их величина в зрелой ксилеме консервируется и может использоваться в качестве источника информации об интенсивности ксилемного транспорта в момент формирования клеток. Динамика ксилемного транспорта за определенный отрезок времени может быть восстановлена по изменениям величины зрелых клеток ксилемы (Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000).

Эмпирически установлено, что интенсивность ксилемного транспорта и соответственно величина клеток ксилемы коррелируют с показателями водного режима почвы: ее влажностью, количеством осадков и уровнем грунтовых вод (Ловелиус, 1979; Филатов, 1997). Пики ксилемного транспорта, установленные по величине клеток ксилемы, точно отражают периоды наиболее интенсивного водного насыщения почвы, которые соответствуют периодам наиболее высокого уреза воды

в озерах (Байкал, Онежское и Ладожское озера) или наибольшего речного стока (реки Тола, Двина) (Филатов, 1997; Ловелиус, 2005). По результатам измерений величины клеток ксилемы в качестве годов с максимальным количеством осадков и максимально высоким горизонтом грунтовых вод и урезом воды в Онежском и Ладожском озерах на протяжении XX века определены следующие: 1910, 1924, 1936, 1946, 1955, 1958, 1962, 1977, 1979, 1984, 1988 гг. (Филатов, 1997). Минимальный размер клеток совпадает с годами минимальных горизонтов стояния воды: 1908, 1914, 1921, 1928, 1934, 1940, 1945, 1948, 1956, 1960, 1965, 1972, 1980, 1985, 1986, 1990 гг. Начиная с 1980-х годов на территории Северо-Запада России, в Карелии и Финляндии отмечено некоторое повышение количества осадков и повышение уровня озер, такие же тенденции просматриваются при анализе размера клеток на ксилограммах этого периода (Филатов, 1997). Косвенно по этому признаку можно судить и о количестве осенних и зимних осадков, глубине снежного покрова, интенсивности весеннего паводка (Ваганов и др., 1996; Dietz et al., 2004).

Убывание величины клеток в годичном кольце прироста от ранней к поздней древесине (рис. 1) ясно указывает на общую сезонную тенденцию снижения водонасыщения почвы от начала к концу вегетации. В соответствии с этим первая половина вегетации практически всегда проходит под знаком явного преобладания восходящего ксилемного тока над нисходящим флоэмным (рис. 2). Если на протяжении вегетации выпадение осадков подчинено другой закономерности, она обязательно отражена в структуре кольца. Несколько пиков осадков в течение вегетации индуцируют образование нескольких колец в ксилеме («ложные» по фактору водного обеспечения годичные кольца). Ничего ложного в них нет, одновершинная сезонная динамика факторов водного обеспечения и величины клеток тоже может рассматриваться в качестве частного случая. Связь между динамикой водного насыщения почвы, интенсивностью ксилемного транспорта и величиной клеток ксилемы прямая, никаких проблем с преобразованием динамики величины клеток в график водного насыщения почвы нет. Это широко известно и интерпретируется авторами дендрохронологических исследований однозначно (Ловелиус, 1979; Фи-

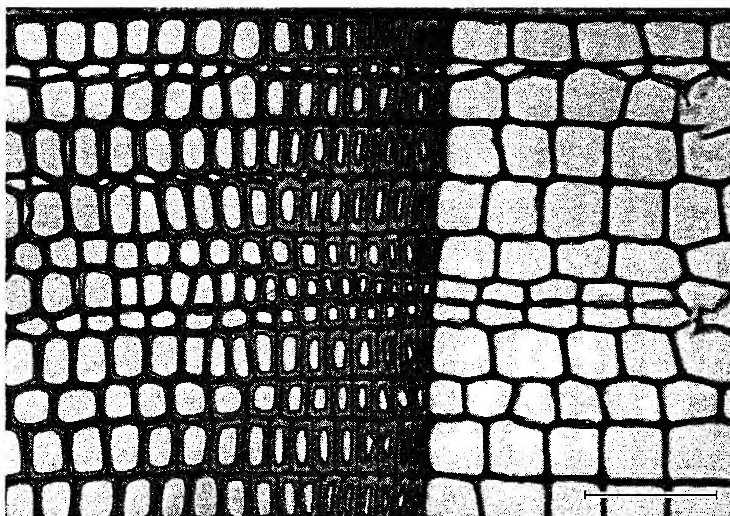


Рис. 1. Различия трахеид ранней и поздней зон годичного кольца по величине и объему утолщения оболочки (*Pinus palustris*, из: Dickison, 2000).

Масштабная линейка — 0.1 мм.

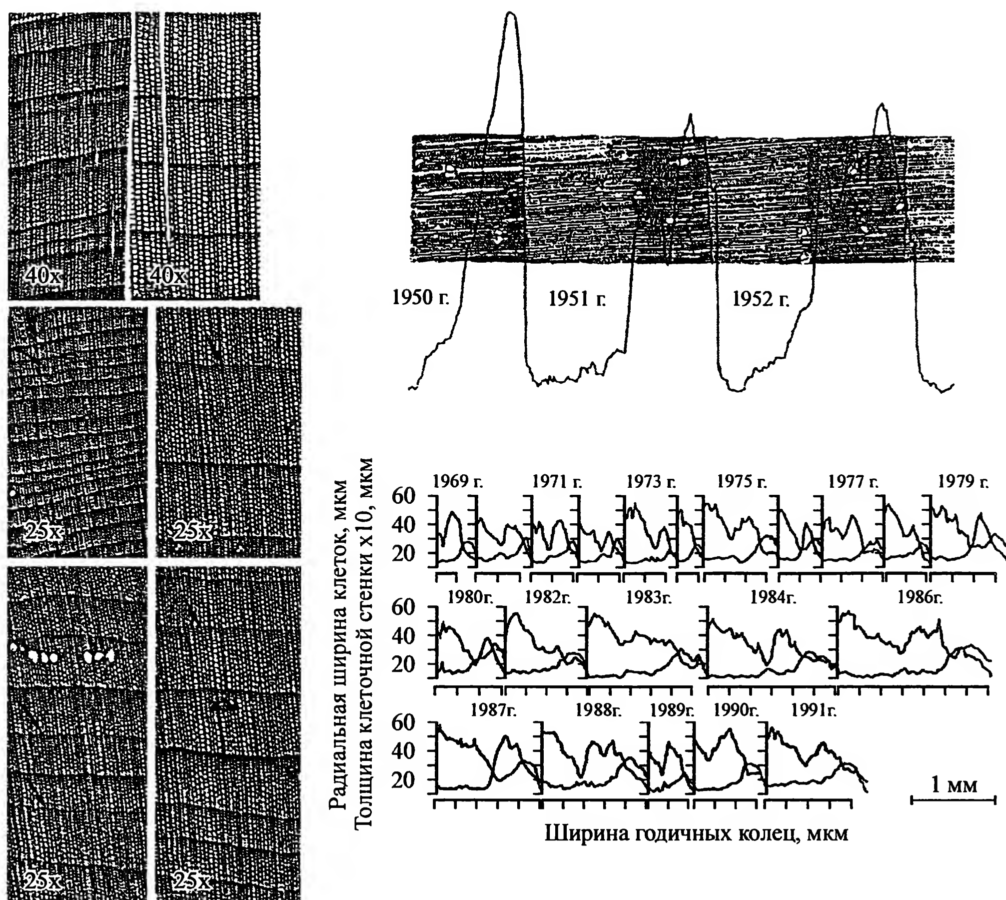


Рис. 2. Сезонная динамика интенсивности ксилемности и флоэмного транспорта, отраженная ритмикой развития «ранней» и «поздней» зон в древесине *Pinus cooperi* (из: Scweingruber, 1993; по: Ваганов, Шашкин, 2000).

латов, 1997; Антонова, 1999; Ваганов, Шашкин, 2000; Schweingruber, 2001). В качестве отягчающих анализ обстоятельств, требующих более тщательного дешифрирования ксилограмм по этому параметру, могут быть случаи затяжного действия водного дефицита или наложения на него дополнительных факторов, действующих в том же или противоположном направлениях. Например, длительность последействия засушливого периода может быть очень большой, вплоть до нескольких лет (Липаткин, Румянцев, 2004). Влияние на величину клеток ксилемы оказывают: особенности минерального питания, связанные с редукцией корневой системы, механические повреждения ствола, подсочка, частичное или полное уничтожение листвы насекомыми-вредителями, техногенные загрязнения среды, возможно, некоторые другие факторы (Ваганов и др., 1996; Ярмишко, 1997; Ваганов, Шашкин, 2000; Свидерская и др., 2004). Они действуют косвенно, но тоже радикально меняют интенсивность водного обмена в растении.

Размер флоэмных элементов тоже имеет линейную связь с интенсивностью флоэмного транспорта. Как и в случае элементов ксилемы, интенсивность транспорта по флоэме влияет на величину члеников ситовидных трубок опосредованно через степень их растяжения в период дифференциации (Esau, 1969; Eschrich, 1997; Гамалей, 2004а). Но эта информация ежегодно по мере облитерации клеток флоэмы утрачивается. К счастью, динамика флоэмного транспорта фиксируется растением не только таким образом. О ней можно судить и по объему полисахаридов лигнифицируемого вторичного утолщения оболочки клеток ксилемы (Гамалей, 2004а, б). Из длительно сохраняемых структурных признаков это единственный, измерения которого возможны и отражают динамику флоэмного транспорта. Толщиной вторичного утолщения трахеальных элементов так же удобно пользоваться для характеристики флоэмного транспорта, как и их величиной для характеристики ксилемного (рис. 2, 3). Объем запасания сахаров через интенсивность фотосинтеза коррелирует с уровнем солнечной активности (Молчанов, 1983), а через интенсивность экспорта ассимилятов — с температурным режимом (Антонова, 1999). Эту информацию можно было бы делить на дневную и ночную составляющие, и по дневной более точно судить о динамике солнечной радиации (фотосинтеза), а по ночной — о динамике температуры (флоэмного транспорта). Но последнее непросто, и обычно в этом нет необходимости. Естественная динамика этих факторов имеет общее направление изменений. В том же направлении действует на флоэмный транспорт и фактор пониженного атмосферного давления, он усиливает транспорт и отложение сахаров и может учитываться как дополнительный плюс-фактор в тех географических областях и высотных поясах, где атмосферное давление понижено. Таким образом, в дополнение к гидрографу в растении есть термограф, радиограф, барограф. Вся эта информация регистрируется, ее можно вычленить из записей ритмики ксилемного и флоэмного транспорта (Гамалей, 2004а, б). Так, при анализе динамики величины утолщения трахеид поздней части годичного кольца в сосняках Северо-Запада показан сравнительно высокий уровень утолщений вторичной оболочки до начала 1940-х годов, его понижение в период между 1940-ми и 1960-ми годами, и последующий рост вплоть до настоящего времени (Филатов, 1997). Это полностью соответствует данным о динамике средней температуры воздуха в Северном полушарии в этот период: к 1940-м годам заканчивается период потепления, начавшийся в предыдущем столетии, он сменяется периодом похоло-

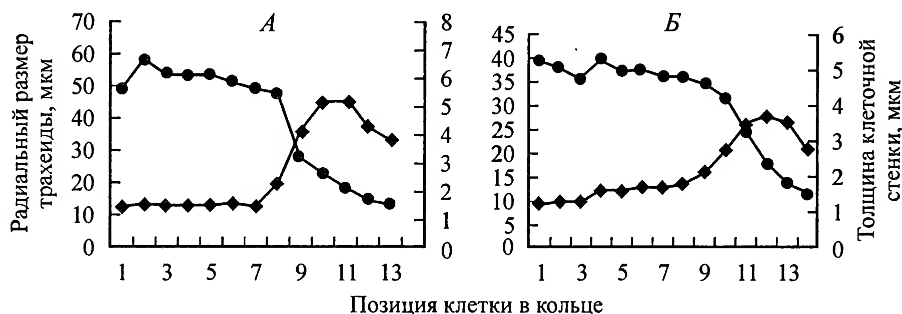


Рис. 3. Сезонная динамика ксилемного и флоэмного транспорта, отраженная изменениями величины трахеид и объема утолщения их оболочки в годичных кольцах *Larix sibirica* (*А*) и *Picea obovata* (*Б*) (из: Кирдиянов и др., 2004).

дания, продолжающимся до середины 1960-х годов, затем следует новый период повышения средней температуры (Climate..., 1995).

В отличие от ксилемного апопластного транспорта флоэмный транспорт — симпластный поток по эндоплазматическим сетям клеток и ситовидных трубок, сообщающихся между собой через систему межклеточных контактов — плазмодесм. Его интенсивность полностью лимитируется функциональным состоянием плазмодесм (рис. 4). В силу особенностей своего формирования и положения они — «bottleneck» симпластного транспорта. Их транспортный канал проходит внутри узкой цитоплазматической трубки, содержащей сократительный актомиозиновый аппарат, остро реагирующий подобно другим мышечным структурам на перемены температуры.

Электрохимическими и структурными исследованиями показано, что транспорт по плазмодесмам — процесс везикулярной секреции, контролируемый сокращениями актомиозинового сфинктера (рис. 4; Гамалей, 2004а). Идентификация методами иммуноцитохимии актина, миозина и центрина в плазмодесмах подтвердила сократительную природу сфинктера (актиновые направляющие филаменты + АТФ-зависимый миозиновый мотор) и клапанный механизм движения экссудата через плазмодесмы (Overall, 1999). Внутри плазмодесм актиновые фибриллы одним концом заякорены на плазмалемме, другим — через миозиновый терминал на мембране эндоплазматической десмотрубки. Цитохалазин D и латринсулин B, разрушающие филаменты актина, блокируют сокращения сфинктера. Такой же эффект вызывают ингибиторы АТФазы миозинового комплекса. Пульсирующий характер функционирования удалось визуализировать наблюдениями за распространением флуоресцентных зондов, специфичных для эндоплазматической сети (карбофлуоресцеина, карбоцианина, зеленого флуоресцентного белка GFP, $DIOC_6$, TOC34; Cantrill et al., 1999, 2001) и изменениями электрического сопротивления плазмодесм, связанными с конформационными их переходами от закрытого состояния к открытому (Holdaway-Clarke et al., 1996, 2000). По данным этих исследований удалось определить параметры пульсации: в зависимости от температуры (и, воз-

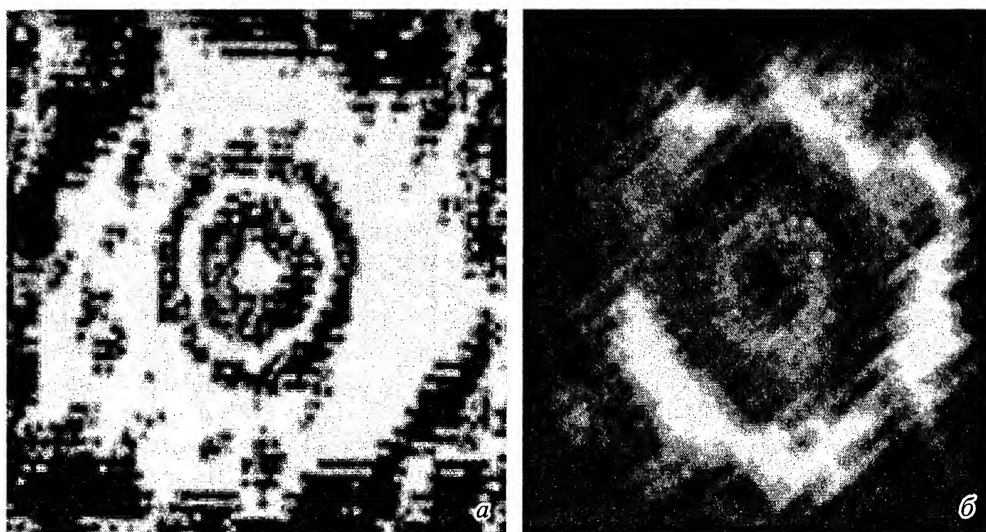


Рис. 4. Температурно-зависимый переход плазмодесм от открытого состояния (*а*) к закрытому (*б*), сопровождающийся их дисфункцией и подавлением флоэмного транспорта (из: Гамалей, 2004а).

можно, других сопутствующих факторов, таких как pH и содержание кальция) ее частота варьирует в диапазоне 1—10 импульсов в мин. При температуре +20 °C продолжительность открытых состояний десмотрубки плазмодесм, связанных с выбросом везикул, — 1—2 с, интервал между ними — 8—9 с.

Чувствительность актомиозинового аппарата плазмодесм к холоду лежит в основе их дисфункции (закупорки) и как следствия подавлении экспорта фотосинтатов и роста растений низкими положительными температурами (рис. 4). Актомиозиновый сфинктер является непосредственным объектом влияния температуры на симпластный транспорт и рост растения. Таков молекулярный механизм термографа растений. Степень точности функционирования этого механизма обсуждается (Cantrill et al., 1999; Гамалей, 2004а), вероятно, она достаточно высока. Видоспецифические вариации температурной зависимости состояния сфинктера плазмодесм возможны, но, судя по универсальности реакций актомиозиновой моторики на изменения температуры, скорее всего, они не очень значительны даже у столь контрастных групп, как аркто-альпийские и тропические растения. Адаптивные изменения в низкотемпературных условиях чаще связаны либо с редукцией числа плазмодесм (у многолетних трав), либо с их внутритканевой термоизоляцией (у хвойных).

Состояние актомиозинового сфинктера плазмодесм контролирует интенсивность флоэмного транспорта и роста растений в следующем температурном диапазоне: оптимум обоих процессов находится между +20—25 °C, снижение их интенсивности незначительно до +15 °C, далее начинается прогрессирующее подавление и того и другого; +6—8 °C — температура, при которой у многих растений плазмодесменный транспорт и рост прекращаются полностью (Gamalei et al., 1994). У тропических растений при этих температурах уже наблюдается повреждение листьев (Sakai, Larcher, 1987).

Температурные условия первой половины вегетации отражаются на формировании листового аппарата и в этом отношении являются предпосылкой той или иной интенсивности флоэмного транспорта во второй половине. Температурно-зависимые колебания его интенсивности и связанного с ним накопления сахаров в клеточной стенке формирующихся трахеид в большей мере относятся уже к второй половине вегетации (рис. 2, 3) и отражаются на структуре поздней части годичного кольца (рис. 1). В условиях нормального флоэмного транспорта и снабжения ксилемы сахарами трахеальные элементы этой зоны отличаются мощными отложениями полисахаридов (вторичными утолщениями оболочки), создающими эффект структурного контраста между ранней и поздней частью кольца (рис. 1). При блокаде флоэмного транспорта холодом утолщения становятся минимальными, контраст между клетками ранней и поздней зон снижается, вместе с ним исчезает плотная (поздняя) часть годичного кольца. В результате нормальные кольца с хорошо выраженными ранней и поздней зонами сменяются кольцами без поздней зоны, на срезах выглядящие более светлыми. По данным анализа ксилограмм совместно с анализом погодных данных (температурных флуктуаций), установлено, что так называемые «светлые» кольца в древесине соответствуют периодам пониженных температур и могут быть надежным диагностическим признаком для реконструкции температурных условий в течение вегетационного сезона (Ваганов и др., 1996; Антонова, 1999; Горланова, Сурков, 2004).

Восстановление нормальной для флоэмного транспорта и распределения сахаров температуры после периода более низкой, блокирующей частично или полностью флоэмный транспорт, ведет к нормализации отложения вторичной оболочки и образованию дополнительного, так называемого «ложного» (по температур-

ному фактору) кольца. По их числу в течение вегетации можно судить о частоте периодов более холодной погоды так же точно, как по «ложным» кольцам по фактору водного обеспечения — о ритмике выпадения осадков в течение вегетации.

Еще более низкие температуры вызывают кольцевые повреждения структуры древесины, именуемые «морозобойными» кольцами (Glerum, Farrar, 1966; Schweingruber, 1993, 2001). В тех случаях, когда температурные условия оказываются на грани между ведущими к формированию «светлых» и «морозобойных» колец, можно наблюдать кольца, включающие внутри себя «светлые» и «морозобойные» сектора (Горланова, Сурков, 2004). По этому признаку возможно еще более точное тестирование температуры среды и ее распределения внутри тканей ствола.

В исследованиях, включающих реконструкцию структуры годичного кольца по серийным срезам на разной высоте ствола, установлено, что в холодные вегетационные сезоны светлое кольцо протянуто вдоль всего ствола (Горланова, Сурков, 2004). Это подтверждает универсальный эффект действия низких положительных температур на флоэмный транспорт, независимый от возраста. Но некоторая разница все-таки есть в связи с разным диаметром побегов разного возраста, толщиной коры и ее термоизоляционными свойствами. Тонкокорые побеги реагируют или повреждаются значительно более сильно, чем толстокорые (Schweingruber, 2001; Гурская, 2002). На материале анализа ксилограмм ствола лиственниц на Полярном Урале и Ямале (Горланова, Сурков, 2004) показано, что в годы образования светлых колец — 1912, 1916, 1917, 1925, 1941, 1944, 1958, 1960, 1968, 1970, 1978, 1980 и 1992 — средняя температура летних месяцев (июнь—август) была ниже +12 °С, а минимальная — ниже +5 °С (по данным метеостанции Салехард). Это именно тот диапазон температур, в котором подавляется флоэмный транспорт у большинства сосудистых растений.

«Светлые» и «морозобойные» кольца — наиболее часто встречающиеся типы изменений структуры ксилемы, связанные с нарушениями флоэмного транспорта и распределения сахаров по тканям растения. Чаще всего они связаны с периодами низких температур. Аналогичные по структуре «светлые» кольца могут быть вызваны и другими причинами, вызывающими нарушения флоэмного транспорта. Из известных к таким относятся: поедание листвы насекомыми-вредителями (в этом случае тоже возможно чередование светлых и нормальных секторов в годичном кольце в связи с неравномерным поеданием кроны), снижение аттракции сахаров при недостаточном минеральном питании или слабом инфицировании симбиотическими микроорганизмами, являющимися потребителями сахаров, подавление флоэмного транспорта вирусными инфекциями, элементами промышленного загрязнения или ксенобиотиками другого происхождения (Ярмишко, 1997, 2004; Ваганов, Шашкин, 2000; Свидерская и др., 2004; Лобжанидзе и др. 2004). Эти причины могут вызывать сходные реакции в тот же год или с развитием эффекта в течение нескольких лет. Эффект запаздывания реакции (последействия) возможен, конечно, и для двух ведущих факторов, формирующих структуру годичного кольца древесины (водного обеспечения и температуры), что зависит от интенсивности и продолжительного действия фактора (Липаткин, Румянцев, 2004).

Другие факторы, влияющие на ксилемно-флоэмную циркуляцию

Судя по материалам, демонстрирующим связь структуры годичных колец с вулканической активностью на планете, растение способно отражать в структуре колец динамику содержания углекислоты в атмосфере (Ловелиус, 2005). Четкая со-

гласованность изменений прироста колец древесины в разных районах планеты с периодичностью крупных извержений вулканов свидетельствует о том, что глобальные явления регистрируются растениями так же отчетливо, как и локальные погодные флуктуации. Относится это, вероятно, не только к вулканической и тектонической активности, но и к другим глобальным изменениям климата, катаклизмам и катастрофам. Попытки датировать эти события по резким изменениям структуры древесины постоянно предпринимаются и в целом небезуспешно (Чижевский, 1995).

Согласование ксилемного и флоэмного транспорта

Распределения осадков и низкого давления, солнечной радиации и температуры попарно имеют противоположные тенденции и противоположную динамику колебаний. Это отчетливо отражено противофазной динамикой интенсивности ксилемного и флоэмного транспорта. Хорошо известны ее низкочастотные (сезонные) и высокочастотные (суточные) проявления. Кроме экзогенной составляющей, есть и эндогенная, действующая в том же направлении. Она связана с циклической циркуляцией воды по биполярной ксилемно-флоэмной спирали транспорта (челночная модель: Гамалей, 2004а).

Противофазный характер динамики функционирования ксилемы и флоэмы особенно хорошо выражен в сезонном цикле ксилемного и флоэмного транспорта. Сезонная динамика обоих отражена графиками изменений величины клеток ксилемы и толщины вторичного утолщения их оболочки (рис. 2, 3). Интенсивность ксилемного и флоэмного транспорта описываются противоположно направленными синусоидальными кривыми (рис. 3). В течение первой половины вегетации интенсивность ксилемного транспорта сохраняется высокой, в середине вегетации она падает почти на порядок и далее сохраняется на низком уровне, постепенно приближаясь к нулевому значению. Интенсивность флоэмного транспорта меняется по той же зависимости, но направление изменений противоположное: от низких показателей к более высоким в конце вегетации (рис. 4). Точка пересечения кривых ксилемного и флоэмного транспорта на графике соответствует смене фаз развития растения: переходу от стадии роста к стадии плодоношения. Резкое усиление флоэмного транспорта к концу вегетации связано с появлением дополнительных органов-потребителей ассимилятов (созревающие плоды и семена). В первой половине вегетации их аттрактанты — только меристемы вегетативных органов.

Противофазный характер функционирования ксилемы и флоэмы в суточной динамике отражает суточный цикл накопления и оттока ассимилятов из фотосинтезирующих органов — листьев. Пул ассимилятов накапливается в течение дня. По мере их насыщения ксилемной водой развивается гидравлическое давление, реализуемое в виде экспортного флоэмного потока в вечерние и ночные часы. Особенно интенсивным флоэмный транспорт становится с наступлением темноты и закрыванием устьец. После этого транспирация прекращается полностью и вся ксилемная вода устремляется в русло флоэмы.

Фазово-контрастное функционирование ксилемы и флоэмы установлено прямыми измерениями интенсивности транспорта по этим тканям в сезонной (весна/осень) и суточной (день/ночь) динамике (Афанасьева, 1955; Курсанов, 1976; Eschrich, 1997). Степень растяжения клеток формируемого кольца зависит от водного обеспечения и коррелирует с интенсивностью ксилемного транспорта; величина полисахаридного утолщения оболочки — с интенсивностью притока ассими-

лятов по флоэме. Вот почему различия структуры ранней и поздней древесины легко использовать если не для определения абсолютных показателей интенсивности ксилемного и флоэмного транспорта, то, по крайней мере, для выяснения динамики их соотношения в онтогенезе. Роль лидера в низкочастотных осцилляциях транспортных процессов часто выполняет фотосинтез. Если в экспортном потоке фотосинтатов по погодным условиям возникают паузы, например, в периоды холода или сухости, то ежегодно образуется несколько флоэмных колец, соответствующих вспышкам фотосинтетической активности и экспорта фотосинтатов. Со сдвигом сроков то же самое наблюдается и в структуре ксилемного годичного кольца (рис. 2).

Нарушение естественных ритмов ксилемно-флоэмной активности обычно наблюдается на градиенте экстремальности климатических условий. Аритмия транспортных процессов под влиянием климатического стресса изучена на нескольких модельных древесных объектах арктической и субарктической флор (Ваганов, Шашкин, 2000; Коровин и др., 2002). Степень нарушенности носит градуальный характер и коррелирует с уровнем экстремальности. Подавление ритмики ксилемно-флоэмного транспорта усиливающимся дефицитом тепла, влаги или минерального питания происходит в направлении от высокочастотных осцилляций к низкочастотным. Аритмия транспорта в условиях стресса ведет к подавлению развития растения, укорачиванию осей, изменению формы листьев, редукции жизненной формы. Отражена она и в структуре древесины. Характерный пример прогрессирующей вдоль вектора экстремальности аритмии транспортных процессов — формирование плотной (бесслойной) или так называемой узорчатой древесины. Каскад нарушений гистогенеза, как выяснилось, может быть достаточно сложным: подавление флоэмного потока или его деформации ведут к неравномерности распределения сахаров; они, в свою очередь, — к расстройству камбиальной ритмики; ее нарушения вызывают деструктивные изменения в производных от камбия тканях: ксилеме, флоэме, лучевой паренхиме (Коровин и др., 2002). Регуляторная роль сахаров в экспрессии генома — тема интенсивных исследований молекулярных биологов (Koch, 1996; Gibson, 2000, 2004). Недоступная для визуального наблюдения аритмия флоэмного транспорта и вызванные ею застои сахаров во флоэме остаются запечатленными в виде структурных аномалий древесины. Радиальная цепочка обратных связей развития проводящих тканей дополнена осевыми связями, реализуемыми через продольный челнок ксилемно-флоэмного обмена. Несмотря на огромное разнообразие аномалий древесины, их возникновение может иметь более или менее сходный механизм, базирующийся на прогрессирующей аритмии транспортных процессов.

Разные жизненные формы растений в качестве источников информации

Информация по естественной динамике климатических и погодных факторов записывается и надежно хранится главным образом в виде структуры вторичной ксилемы, которая консервируется высоким содержанием лигнина (Яценко-Хмелевский, 1954; Чавчавадзе, 1979). Долгое время полагалось, что лучшим или даже единственным источником такой информации являются древесные растения в связи с большим объемом и длительным периодом накопления надземных органов. Объектами особенно пристального внимания, естественно, были древесные растения-долгожители. Именно с этим связана этимология термина дендрохронология. Соответственно метеосводки из прошлого, далекого и не очень, географически бы-

ли ограничены областями распространения древесных растений. В последние годы объектами аналогичных ксилотомических наблюдений стала вторичная ксилема представителей других жизненных форм сосудистых растений.

На материале анализа древесины лиан установлены крупный размер сосудов ксилемы и очень постепенный переход от ранней древесины к поздней, что соответствует высокой интенсивности ксилемного транспорта и большой длительности фазы роста древесных лиан (Еремин, Цырендоржиева, 2004) и является хорошей предпосылкой использования этой группы растений для дендрохронологических наблюдений. Их ксилограммы могут быть дешифрированы так же, как ксилограммы деревьев. В некоторых случаях они содержат даже более подробную информацию о ритмике транспортных процессов и контролирующих их погодных факторов.

Подобными дендрохронологическими исследованиями охвачены теперь и многие кустарники с целью восстановления информации о погодных факторах, выяснения экспансии тех или иных жизненных форм, направлений смещения границы леса и тундры, леса и степи в связи с флуктуациями климатических факторов (Schweingruber, Dietz, 2001; Чавчавадзе, Сизоненко, 2002). Исследования древесины этих жизненных форм и ее связей с климатическими и погодными флуктуациями особенно актуальны для жарких и холодных пустынь, где кустарниковые и подушковые формы роста растений являются доминирующими (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002).

Наконец, показано, что многолетние травы, формирующие вторичную ксилему в подземных органах — корнях или корневищах, — обладают теми же способностями регистрировать и сохранять информацию о динамике климатических и погодных факторов. В связи с этим появился и специальный термин — гербохронология (Dietz, Ulmann, 1998). Теоретические предпосылки и методики ее анализа не отличаются принципиально от тех, которые по причине более продолжительной истории развития детальнее разработаны для дендрохронологии (Schweingruber, Dietz, 2001). Специфика жизненных форм с многолетними подземными органами и типичным вторичным ростом дает дополнительные информативные возможности: на этих группах растений может быть более точно изучена динамика глубины и длительности снежного покрова, локализации снежников в горах, осадков в аридных пустынях и т. д. (Walker et al., 1995; Dietz, Fattorini, 2002; Dietz et al., 2004). Работы начального этапа показали высокую перспективность этих исследований для климатологии степной и пустынной зон, альпийских и субальпийских горных поясов, для выяснения возраста многолетних трав в открытых растительных сообществах. Хотя обратное относительно древесных растений соотношение объемов надземных и подземных органов у трав было общеизвестным фактом, первые результаты гербохронологии оказались ошеломляющими: возраст подземных корней или корневищ многолетних трав с ежегодно отмирающими надземными органами, определенный по структуре годичных колец древесины, может исчисляться десятками и сотнями, возможно, в исключительных случаях, тысячами лет. Морфологическая разница между многолетними деревьями и травами в этом случае сводится всего лишь к разному направлению смены метамеров: осевому у деревьев и латеральному у многолетних трав (Гамалей, 2004а). Вторичная древесина корней или корневищ таких многолетних трав имеет такую же структуру годичных колец и столь же хорошо защищена лигнинами от разрушения, как древесина надземных стволов деревьев (Степанова, 2005). Она может быть носителем не менее ценной метеоинформации, охватывающей очень длительные промежутки времени (Schweingruber, Dietz, 2001; Dietz, Schweingruber, 2002). В качестве накопителей такой информации не могут, конечно, быть использованы однолетние и двулетние двудольные травы, дерновинные злаки, другие группы однодольных, представители

которых не имеют вторичной ксилемы в подземных органах. Они столь же чувствительны к метеофакторам и тоже могут быть носителями определенной информации, но краткосрочной.

Заключение

Величина водопроводящих элементов ксилемы контролируется внешними факторами через их влияние на интенсивность ксилемного транспорта. Объем полисахаридного утолщения их оболочки отражает влияние факторов внешней среды на интенсивность флоэмного транспорта. Отслеживая изменения показателей величины клеток и объема их оболочки, можно судить о динамике транспортных процессов в растении. Методом от обратного их динамикой можно пользоваться для реконструкции изменений погодных, климатических, геоморфологических условий. Весь существующий опыт таких реконструкций показывает, что ритмика транспортных и ростовых процессов, отраженная структурой древесины, идентична ритмике погодных и климатических флуктуаций. Процессы ксилемного и флоэмного транспорта контролируются внешними физическими факторами не менее жестко, чем внутренними генетическими механизмами регуляции развития. В силу этого сосудистые растения оказываются столь надежными автоматическими приборами для записи и хранения информации о метеоусловиях в течение онтогенеза. По-видимому, все растительные формы, имеющие многолетние органы с хорошо выраженными и хорошо сохраняющимися вторичными проводящими тканями, могут использоваться в целях сбора и анализа такой информации.

Благодарности

Автор благодарен Е. С. Чавчавадзе, Г. Ф. Антоновой, Н. В. Ловелиусу и другим специалистам по дендрохронологическому анализу за предварительные беседы по вопросам, обсуждаемым в статье. Их советы и пожелания подтолкнули его к написанию этого обзора. Собственные данные автора, включенные в обзор, получены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (исследовательские гранты № 95-04-11043, 98-04-49892, 01-04-49324, 04-04-48387).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Г. Ф. Рост клеток хвойных. Новосибирск, 1999. 227 с.

Афанасьева М. В. Передвижение питательных веществ в растениях. Л., 1955. 224 с.

Ваганов Е. А., Шашкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск, 2000. 227 с.

Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск, 1996. 246 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004а. 421 с.

Гамалей Ю. В. Ритмика транспортных процессов, отраженная структурой древесины // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004б. С. 54—56.

Горланова Л. А., Сурков А. Ю. Маркеры холодного лета на Ямале в годичных кольцах лиственницы сибирской // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004. С. 56—59.

Гурская М. А. Морозобойные повреждения ксилемы хвойных деревьев в лесотундре Западной Сибири и Полярного Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 30 с.

Еремин В. М., Цырендоржиева О. Ж. Строение древесины некоторых лиан Сахалина // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004. С. 61—62.

Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносов Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М., 2002. 259 с.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Липаткин В. А., Румянцев Д. Е. Феномен запаздывания реакции прироста ели на засуху // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004. С. 84—86.

Лобжанидзе Э. Д., Габуния М. Д., Церцвадзе Д. К. Влияние промышленного загрязнения природной среды на формирование и качество древесины некоторых кавказских представителей рода *Quercus* // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004. С. 86—87.

Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев: дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. Л., 1979. 232 с.

Ловелиус Н. В. Гелио- и геофизическое обоснование природных аномалий в Монголии // Азиатские экосистемы. Улан-Батор, 2005. С. 223

Молчанов А. Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М., 1983. 128 с.

Свидерская И. В., Шипицина Е. Ю., Пальникова Е. Н. Клеточная структура годичных колец сосны обыкновенной в связи с дефолиацией насекомыми // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004. С. 116—119.

Степанова А. В. Разнообразие анатомического строения корневищ в роде *Potentilla* (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1378—1386.

Филатов Н. Н. Изменения климата Восточной Фенноскандии и уровня воды крупнейших озер Европы. Петрозаводск, 1997. 147 с.

Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 192 с.

Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб., 2001. 272 с.

Чижевский А. Л. Космический пульс жизни. М., 1995. 767 с.

Ярмишко В. Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб., 1997. 210 с.

Ярмишко В. Т. Прирост древесины *Pinus sylvestris* L. в условиях аэротехногенного загрязнения // Строение, свойства и качество древесины. СПб., 2004. С. 162—165.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 337 с.

Cantrill L. C., Overall R. L., Goodwin P. B. Cell-to-cell communication via plant endomembranes // Cell Biol. Intern. 1999. Vol. 23. P. 653—661.

Cantrill L. C., Overall R. L., Goodwin P. B. Changes in symplastic permiability during adventitious shoot regeneration in tobacco thin cell layers // Planta. 2001. Vol. 211. P. 188—194.

Climate in Europe. First Europien Climate Assessment. ECSN. Nitherlands. 1995.

Dickison W. C. Integrative Plant Anatomy. San Diego, 2000. 535 p.

Dietz H., Fattorini M. Comparative analysis of growth rings in perennial forbs grown in an alpine restoration experiment // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. P. 663—668.

Dietz H., Schweingruber F. H. Annual rings in native and introduced forbs of lower Michigan, USA // Canad. J. Bot. 2002. Vol. 80. P. 642—649.

Dietz H., Ulmann I. Ecological application of herbochronology: comparative stand age structure analysis of the invasive plant *Bunias orientalis* L. // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. P. 471—480.

Dietz H., von Arx G., Dietz S. Growth increment patterns in the roots of two alpine forbs growing in the center and at the periphery of a snowbank // Arc. Antarc. Alp. Res. 2004. Vol. 36. N 4. P. 591—597.

Douglass A. E. Climatic cycles and tree growth. Carnegie Inst. Wash. 1919.

Esau K. The Phloem. Berlin, 1969. 505 p.

Eschrich W. Structure-function relations in trees // Trees — contributions to modern tree physiology. Eds. H. Rennenberg et al. Leiden, 1997. P. 521—531.

Gamalei Yu. V., van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Sjutkina A. V. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and on starch accumulation in leaves with the symplasmic minor-vein configuration // Planta. 1994. Vol. 194. P. 443—453.

Gibson S. I. Plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web // Plant Physiol. 2000. Vol. 124. P. 1532—1539.

Gibson S. I. Sugar and phytohormone response pathways: navigating a signalling network // J. Exp. Bot. 2004. Vol. 55. P. 253—264.

Glerum C., Farrar J. L. The influence offrost and water stress on tree growth // Canad. J. Bot. 1966. Vol. 44. N 7. P. 879—886.

Holdaway-Clarke T. L., Walker N. A., Overall R. L. Measurement of the electrical resistance of plasmodesmata and membranes of corn suspension-culture cells // Planta. 1996. Vol. 199. P. 537—544.

Holdaway-Clarke T. L., Walker N. A., Hepler P. K., Overall R. L. Physiological elevations in cytoplasmic free calcium by cold or ion injection result in transient closure of higher plant plasmodesmata // Planta. 2000. Vol. 210. P. 329—335.

Koch K. Carbohidrate-modulated gene expression in plants // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1996. Vol. 47. P. 509—540.

Overall R. L. Substructure of plasmodesmata // Plasmodesmata. Structure, function, role in cell communication. Eds. van Bel A. J. E., van Kesteren W. J. P. Berlin, 1999. P. 130—148.

Schweingruber F. H. Trees and wood in dendrochronology. Berlin, 1993. 386 p.

Schweingruber F. H. Dendrooecologishe Holzanatomie. Vien, 2001. 472 S.

Schweingruber F. H., Dietz H. Annual rings in the xylem of dwarf shrubs and perennial dicotyledonous herbs // Dendrochronologia. 2001. Vol. 19. P. 115—126.

Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants (responses and adaptation to freezing stress). Berlin, 1987. 321 p.

Walker M. D., Ingersoll R. C., Webber P. J. Effects of interannual climate variation on phenology and growth of two alpine forbs // Ecology. 1995. Vol. 75. P. 393—408.

SUMMARY

The reconstructions of weather and climate fluctuations on the base of the structure of secondary xylem annual rings from the position of modern data about the role of xylem and phloem transport in the formation of structural parameters of annual ring cells are reviewed. It is shown that two main parameters used during the reconstructions, namely the size of xylem cells and the volume of their cell wall thickening, reflect the dynamics of xylem and phloem transport intensity during vegetation. The influence of soil water saturation on the intensity of xylem transport and the influence of temperature and radiation levels on the intensity of phloem transport are analysed. Correlations between climate factors and tracheal parameters used during decoding of xylem structure are explained as depending on season dynamics of xylem and phloem transport intensities. Physiological mechanisms controlling the registration of weather changes by tracheal parameters are corrected. The information prospects of xylotomy analysis enlargement are discussed.

УДК 581.9 (98) : 57.087.1

© Б. А. Юрцев

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНДЕКСОВ РЕГИОНАЛЬНОЙ ВСТРЕЧАЕМОСТИ И РЕГИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ДЛЯ БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА[1]

B. A. YURTSEV. USE OF THE REGIONAL FREQUENCY AND REGIONAL ACTIVENESS INDICES FOR THE PHYTOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF VEGETATION COVER

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 09.11.2005

Разработана функциональная концепция флоры как иерархической системы популяций всех сосуществующих видов с тремя основными уровнями иерархии территорий, видовых популяций и флор, как то: внутриландшафтный (парциальные флоры вплоть до уровня растительных сообществ, микроэкотопов и ценопопуляций), ландшафтный (конкретные флоры, ареал-минимум которых — локальные флоры) и надландшафтный (флоры фитохорий, географические (региональные) популяции). Такой подход, синтезирующий флористический и фитоценологический подходы к изучению растительного покрова, предполагает количественную оценку единиц каждого уровня, основанную на встречаемости (константности) и покрытии (шкала отношений) либо на наборе местообитаний, частоте и обилии видов (шкала порядков), названную активностью (парциальной, ландшафтной или региональной). Региональная активность как величина введена совсем недавно, метод ее оценки находится в разработке. Импульсом к развитию названных подходов и методов стала концепция «конкретной флоры» А. И. Толмачева (1931), структурировавшая традиционное понятие флоры и стимулировавшая использование статистики (в форме отражения на схематических картах отдельных значений различных параметров и средних значений параметров и их производных, что позволяет соотносить их с различными географическими и палеогеографическими факторами). Алгоритмы сравнительного анализа количественных характеристик региональных флор и типы распределения различных групп видов (зонально-секторальный и макромозаичный) демонстрируются на материале локальных флор Берингийско-Чукотской подпровинции. В заключительных разделах рассматриваются критерии зональности северных территорий Азии наряду с различными подходами к трактовке аркто-бореального экотона с акцентом на роли 4-размерных (высотных) классов деревянистых растений в образовании надземной структуры фитосферы.

Ключевые слова: иерархическая система популяций; парциальные, конкретные (или локальные) и региональные флоры; статистика элементов флоры; тип распределения видов.

Пятьдесят лет прошло с тех пор, как известным российским геоботаником, экологом и тундроведом проф. Б. А. Тихомировым была основана Лаборатория растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова. Коллектив Лаборатории внес и продолжает вносить ведущий вклад в современное познание флоры и растительности Российской (особенно Азиатской) Арктики. В числе основных подходов, применяемых им к изучению растительного покрова и его

---

[1] Статья была подготовлена Б. А. Юрцевым к публикации на английском языке по материалам доклада, сделанного 4 июня 2004 г. на 2-м Международном совещании по классификации и картографированию циркумполярной растительности в Тромсё (Норвегия). Возвратный перевод на русский язык (с привлечением сохранившихся рукописных материалов) подготовили Т. Г. Полозова и И. Б. Кучеров (БИН РАН). — *Прим. ред.*

флористической компоненты, нужно особо отметить метод конкретных (или элементарных) флор, разработанный выдающимся российским ботанико-географом А. И. Толмачевым, нашим наставником во флористике. Немалое внимание в ходе исследований растительного покрова было уделено развитию теории и методов ботанической географии, флористики и геоботаники в широком смысле слова, включая синтез данных и методов этих наук. Процесс синтеза методов и подходов был стимулирован созданием сети пунктов мониторинга биоразнообразия (БР) на уровне локальных флор (ЛФ; Юрцев и др., 2001) и возникшей вследствие этого необходимостью во всестороннем сравнении современного состояния этих пунктов. Настоящая статья посвящена одному из новых методов, производных от метода конкретных флор, пока еще находящемуся в процессе разработки и апробации. Возможно, он окажется полезным для будущих работ в рамках Проекта картирования циркумполярной растительности Арктики (CAVM).

Территория охвата сети пунктов мониторинга

Начиная с 1994 г. группа научных сотрудников Лаборатории растительности Крайнего Севера получила несколько продолжающихся грантов от Российского фонда фундаментальных исследований для учреждения сети пунктов мониторинга БР на уровне локальных флор Азиатской Арктики. Среди почти 400 ЛФ, изученных сотрудниками Лаборатории в Азиатской Арктике и в отдельных пунктах Субарктики, 96 ЛФ были отобраны в качестве пунктов для долговременного мониторинга. Эти пункты репрезентативны для 6 подпровинций, относящихся к 3 провинциям Арктической флористической области (Юрцев, 1994). Значительные «пробелы» в сети, в дальнейшем подлежащие заполнению, пока остаются в арктической Якутии. Планируется также расширение сети на территорию Полярного Урала, Восточноевропейской Арктики и, может быть, ее нероссийских секторов (с 1993 г. эта проблема постоянно обсуждалась на ежегодных совещаниях в рамках программы «Сохранение Арктической флоры и фауны» (CAFF), а также на двух совещаниях рабочей группы CAFF по охране флоры).

Теоретическое обоснование.
Пространственная иерархия территорий, популяций и флор

Как известно, понятия «флора» (совокупность видов растений, сосуществующих на некоторой территории) и «растительность» (т. е. растительные сообщества) относятся к единому живому природному телу, живущему и развивающемуся согласно его собственным законам, — растительному покрову (РП) как совокупности растительных индивидуумов на данной территории. Однако изучаются они в разных аспектах разными разделами ботаники (ботанической географии, фитоценологии). Отсюда цель этой работы — объединить флористический и геоботанический подходы при изучении пространственной структуры и развития РП. Операциональный путь к такому синтезу состоит в следовании функциональной концепции флоры как иерархической системы популяций всех видов растений в пределах данной территории (Юрцев, 1982, 1987а). Эта концепция придает термину «популяция» исходное значение — демографическое, а не генетическое (поскольку генетическая концепция популяции существенно зависит от репродуктивной стратегии популяций и потому требует специального рассмотрения).

Пространственную иерархию РП возможно рассматривать в трех параллельных аспектах: как иерархию территорий, иерархию популяций и иерархию флор как систем популяций. В основании такой иерархической пирамиды находятся растительные сообщества — системы (цено)популяций в пределах микроэкотопа. На этом уровне фитоценологический анализ всегда включал в себя изучение не только набора видов, но и количественных пропорций (равномерности) их представленности, а также ценобиотических взаимодействий. В силу способности популяций размножаться в геометрической прогрессии (отсюда «давление жизни») и дифференцироваться для приспособления к жесткой матрице местообитаний (путем дизруптивного отбора и микроэволюции) любые сосуществующие популяции надфитоценотического ранга образуют системы, основанные на конкуренции и иных взаимодействиях на территориях возрастающей сложности.

Следует различать три основных уровня иерархии условий среды, популяций и выделов РП: внутриландшафтный (I), ландшафтный (II) и региональный (надландшафтный) (III).

На языке экологии внутриландшафтные территориальные единицы (I) могут называться: микроэкотопы (относительно гомогенные, соответствующие растительным сообществам), мезоэкотопы (с различными микроэкотопами в рамках единого класса местообитаний, как, например, «снежники» или «обдуваемые бесснежные и малоснежные вершины и гребни» и т. д.), макроэкотопы (с неполным набором обычных в данной местности классов местообитаний). Ландшафт в целом можно рассматривать как мегаэкотоп (II) с полным набором обычных классов местообитаний (хотя некоторые редкие и/или реликтовые местообитания могут и отсутствовать). Территориальные единицы более высокой ступени иерархии (III) — это фитохории того или иного ранга.

Соответствующие единицы флоры — это: I («нижний ярус») — парциальные флоры (ПФ) от микро- до макроэкотопов (в самом низу иерархической пирамиды — растительное сообщество определенного синтаксономического положения). Микро- и мезоэкотопы могут сильно отличаться друг от друга по режиму действия прямых и косвенных факторов среды, а также по набору и пропорциям таксонов и типологических элементов (будь то географические или экологические элементы, биоморфы, функциональные типы); на региональных уровнях — макро- и особенно мегаэкотопов (ландшафт — II) — эти пропорции усредняются (благодаря смешению различных классов местообитаний, являющихся географически и биоклиматически детерминированными). Чем более экологически разнообразна местная популяция (занимающая набор различных микро- и мезоэкотопов), тем больше шансов имеет она выдержать глобальные и региональные изменения среды. Третий ярус (III) содержит традиционную иерархию единиц ботанико-географического (флористического, геоботанического и комплексного) подразделения территорий — от «района» через провинции и области до «царства».

Традиционные флористические районирования начинаются с ранга района, геоботанические имеют протяженный разрыв между уровнем растительных сообществ и уровнем геоботанического района (до некоторой степени заполненный комбинациями сообществ или фитоценохорами). Введение А. И. Толмачевым (1931) понятия и термина (а также метода) конкретной (элементарной) флоры (КФ) заполнило этот пробел, создало промежуточный уровень, соединивший внутриландшафтный уровень с региональным, и, таким образом, структурировало концепцию региональной флоры (введя род «кванта» или «клетки» РП), расширило возможности применения статистики к отдельным признакам флоры — как регулярно повторяющимся, так и нерегулярным (иногда уникальным).

Статистика локальных флор.
Факторы видового разнообразия

Л. И. Малышев (1987) утверждает, что имеются два фактора, поддерживающие БР флоры. Это: 1) видовое разнообразие, согласно А. И. Толмачеву и его последователям; оно измеряется числом видов в конкретной или локальной флоре, абсолютным или нормализованным по отношению к числу видов фитохории в целом, и 2) важное добавление к положению А. И. Толмачева — варьирование КФ или ЛФ внутри подпровинции или подзоны в пределах последней. «Локальная флора» является единицей, производной от ареала-минимума конкретной флоры: из-за ограниченного видового разнообразия конкретной флоры ее состав может быть изучен и учтен на меньшей территории в пределах части флористического выдела. Если центр пробной площади, соответствующей ареал-минимуму конкретной флоры, попадает на границу двух (или трех) КФ, то при одном и том же климате в процессе флористического зондирования территории можно наблюдать большее разнообразие парциальных флор. Таким образом, ЛФ есть флористическая пробная площадь (проба флористической ситуации в географическом пункте; Юрцев, 1975, 1987б; Шеляг-Сосонко, 1980). Размеры ее, рекомендованные А. И. Толмачевым для Арктики, составляют около 100 км^2; таков радиус однодневного маршрута. На практике, однако, они могут быть увеличены до 300 км^2 или даже более.

Количественная оценка региональных популяций видов.
Активность

Системный подход к различным уровням иерархии флоры побуждает нас экстраполировать количественную оценку демографических популяций видов, сделанную на уровне сообществ, на все другие уровни флористической иерархии одновременно с изучением особого типа распространения каждого таксона или группы таксонов. Вторая задача должна быть детально решена на уровне ЛФ (ландшафтов) с последующими экстраполяциями на региональные уровни. Количественная характеристика популяций любого уровня была названа «активностью» (Юрцев, 1968). В зависимости от рассматриваемого иерархического яруса она может быть подразделена на парциальную активность (для ПФ), ландшафтную активность (для ЛФ) и региональную или географическую активность (Юрцев, 1982, 1987а). Интерпретированная как мера преуспевания вида и его приспособленности к условиям среды, она может быть выражена через степень заполнения данным таксоном его «горизонта жизни», т. е. через его покрытие в ПФ, ЛФ или региональной флоре.

Ландшафтная активность может быть определена путем суммированных парциальных оценок в парциальных флорах, наиболее репрезентативных для таксона. Однако отсутствие данных, необходимых для таких подсчетов, чаще всего заставляет нас предлагать для оценки ландшафтной активности шкалу порядков с тремя компонентами (широта эколого-ценотической амплитуды вида, константность и обилие на характерных экотопах) и 3—5-ранговой шкалой (с 2—4 градациями для признаков-компонентов).

Результаты

1. Классификация видов по их региональной встречаемости и региональной активности

В ходе обобщения результатов коллективных флористических исследований Азиатской Арктики (1964—2003) методом локальных флор сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова был проведен сравнительный таксономический и типологический анализ 96 модельных ЛФ из 6 подпровинций 3 провинций Азиатской Арктики (Юрцев и др., 2002). Для каждой из 6 подпровинций была подсчитана встречаемость («константность») каждого вида в выборке 9—27 ЛФ (см. таблицу) и вычерчены кривые константности (рис. 1 и 2). Это открыло неожиданные способы для определения региональной активности (если данные по константности комбинируются с данными по ландшафтной активности видов в модельных локальных флорах в пределах подпровинции): при более высокой константности величина региональной актив-

Распределение видов сосудистых растений по константности их участия в составе определенного числа локальных флор (ЛФ) в 6 подпровинциях Азиатской Арктики

Число ЛФ	Число видов, отмеченных в ЛФ, в подпровинциях					
	Западно-сибирской	Таймырской	Континентально-Чукотской	О-ва Врангеля	Южно-Чукотской	Берингийско-Чукотской
1	67	124	136	67	122	132
2	47	49	82	33	102	87
3	32	35	59	35	46	51
4	21	32	44	45	52	42
5	22	32	38	40	45	39
6	19	25	39	61	48	28
7	15	18	24	136	36	27
8	14	15	21		41	36
9	22	18	21		60	21
10	14	17	26		115	32
11	12	17	18			29
12	9	12	19			26
13	16	15	16			21
14	11	14	21			30
15	18	15	14			33
16	24	14	15			72
17	24	19	10			
18		11	19			
19		12	21			
20			16			
21			14			
22			22			
23			12			
24			18			
25			17			
26			22			
27			15			
Общее число видов	387	494	779	417	667	706

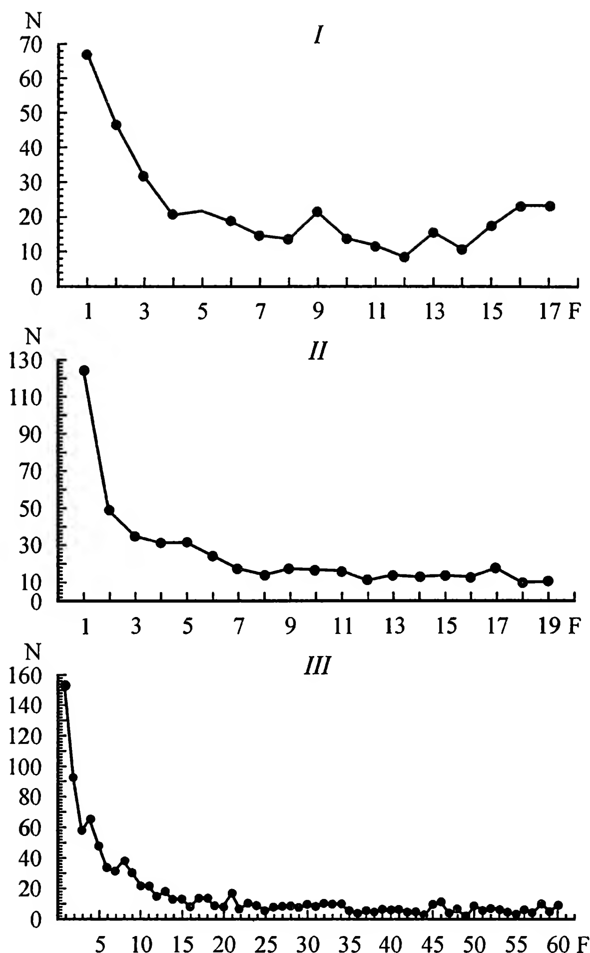


Рис. 1. Константность видов растений в локальных флорах (ЛФ) провинций и подпровинций Азиатской Арктики.

Везде на оси абсцисс F — число флор, на оси ординат N — число видов. Подпровинции: *I* — Западносибирская, *II* — Таймырская, *III* — объединенная Чукотская провинция. Графики отражают, сколько видов встречено в единственной ЛФ, в двух ЛФ и т. д. вплоть до присутствия во всех ЛФ подпровинции или провинции.

ности (РА) выше, чем ландшафтная, и наоборот (Юрцев и др., 2004). Виды, в зависимости от положения их на кривой, были подразделены на несколько групп (с 20, 25 или 33 % видов в группе). Сама форма кривой при этом оказалась очень характерной (по-видимому, гиперболической). Однако в менее обширных фитохориях с более однородной зональной ситуацией (о-в Врангеля, Южная Чукотка) в области максимальных частот встречаемости видов наблюдается второй пик кривой. Это можно счесть отражением того факта, что для вида много проще освоить неширокий спектр местообитаний, нежели их более разнообразный набор.

2. Подход к классификации видов по типу распределения внутри фитохории

Чтобы подразделить совокупную флору на классы по типу распределения видов по локальным флорам подпровинции, мы отделили виды со встречаемостью соответственно 1—2 % и 85—100 % константностью и применили процедуру класси-

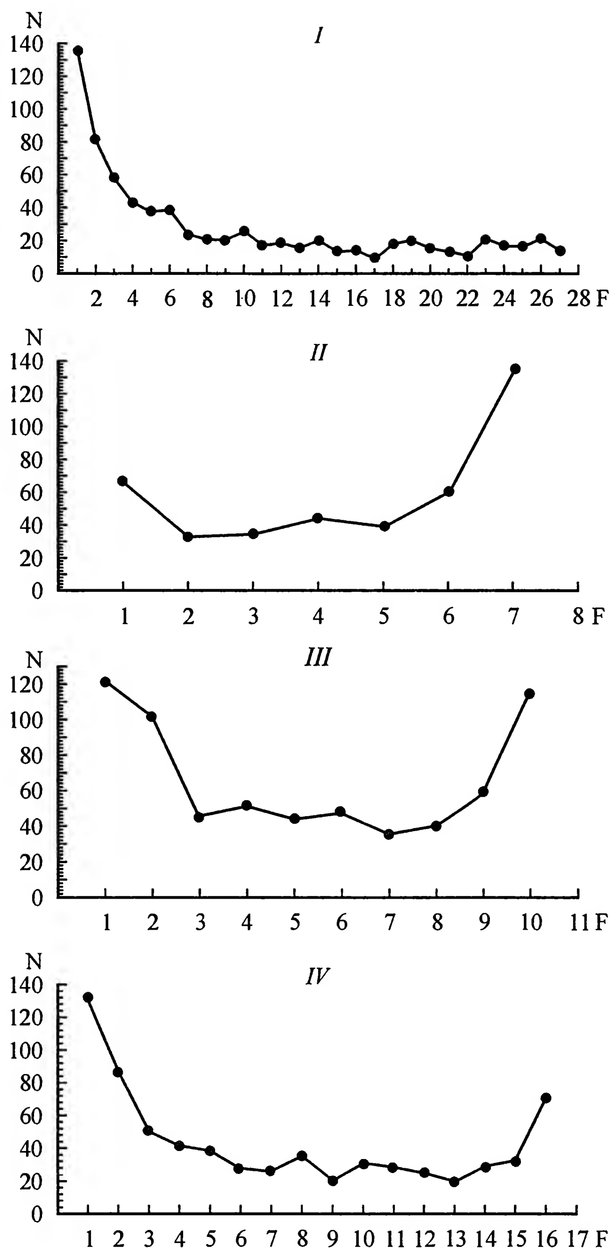


Рис. 2. Константность видов растений в ЛФ 4 подпровинций Чукотской провинции Азиатской Арктики.

I — Континентально-Чукотской, *II* — о-ва Врангеля, *III* — Южно-Чукотской, *IV* — Берингийско-Чукотской. Прочие сокращения и пояснения, как на рис. 1.

фикации к оставшейся (и наиболее многочисленной) промежуточной группе (как это рекомендовано школой Браун-Бланке для обработки описаний синтаксонов).

При этом вначале следует выявить виды с более или менее непрерывным распределением в части фитохории, но отсутствующие или редкие за пределами этой части. Граница может наблюдаться как в одном измерении — широтном (зональ-

ном) или долготном (секторальном), так и в двух измерениях, отражая как зональный, так и секторальный градиент в доступности летнего тепла или осадков. Прочие (не слишком редкие) виды демонстрируют макромозаичный тип распределения по изучаемой территории и далее подразделяются на несколько разных категорий. Характер распределения этих видов может отражать:

— мозаику карбонатных и силикатных ландшафтов (либо более или менее обширных выходов коренных пород);

— чередование форм рельефа в сочетании с различной литологией (разнообразие энтопиев);

— наличие или отсутствие высотной (вертикальной) поясности в горах или вообще гор таковых;

— наличие разветвленных линейных структур пойменных выделов либо приморских экотонов, никогда не проникающих в глубь материка.

Результатом подобной классификации может стать разбиение крупных контуров на более мелкие, что соответствующим образом найдет свое отражение на схеме районирования или на геоботанической карте.

После подразделения самой крупной (центральной) группы видов мы можем вернуться к 1-му классу наиболее редких видов и распределить их по установленным группам. В числе этих видов могут быть реликты, известные из единственного либо немногих местонахождений, а также растения редких местообитаний (таких, как горячие ключи, богатейшие степные колонии в Арктике и т. д.), случайно интродуцированные сорняки и, наконец, виды, обычные в соседних подзонах или секторах, и найденные на их границе.

Третья (высококонстантная) группа может включать действительно повсеместные виды с высочайшей активностью, в том числе биоклиматические индикаторы, но также и модальные элементы ранее распознанных групп, если в составе последних они демонстрируют явное возрастание константности. Группа высокоактивных видов заслуживает специального анализа ее таксономического и типологического состава.

Таким образом, систематизация региональной константности видов в сети локальных флор открывает путь к исследованию и объяснению пространственного распределения различных видов и флористических групп в пределах изучаемой территории. Она реально показывает, как разнообразные виды, вплетаясь подобно нитям в образуемую ими ткань растительного покрова, маркируют пути миграций и коридоры, благоприятные для амфимиксиса в пределах фитохории («инфраструктуру» флоры).

Обсуждение

Последовательность операций (алгоритм). Апробация на примере локальных флор Берингийско-Чукотской подпровинции; объяснение распределения групп

Алгоритм исследований, на данный момент находящийся в процессе разработки, предполагает следующую последовательность операций.

1. Все виды, входящие в полный список флоры данной фитохории, перечисляются в порядке возрастания числа ЛФ, в которых они (виды) были встречены. Составляется компактная синоптическая таблица, в левую колонку которой в порядке возрастания заносится число изученных ЛФ, в остальные же — число видов, встреченных в соответствующем числе ЛФ в пределах фитохории (см. таблицу).

2. Строятся кривые константности (рис. 1, 2), выявляющие тренды распределения видов, один из которых — сдвиг максимума числа видов в область максимально изученных ЛФ в условиях компактных и относительно гомогенных подпровинций (рис. 2). Однако объединение данных по всем четырем подпровинциям Чукотской провинции (рис. 1) возвращает кривой ее классическую конфигурацию с наивысшим подъемом в области минимальной константности (одна ЛФ на всю подпровинцию; рис. 1). Видовое разнообразие той или иной флоры определяется группой наиболее редких видов.

3. На третьем этапе все виды фитохории располагаются в одну колонку в порядке возрастания числа их встреч. Для наиболее редких видов перечень может быть весьма длинным — до сотни видов или даже больше. Каждый вид сопровождается теми или иными существенными сведениями, включая избежание либо предпочтение определенных классов макро- или мезоэкотопов или типов подстилающих пород по их химизму (Ca, pH и т. д.). Так, для Берингийской Чукотки мы наметили следующие классы. В ранге макроэкотопов были выделены:

а) литоральные (морское побережье, обычно с галофитной растительностью);

б) горячие и холодные минеральные источники с территорией вниз по течению от них обычно с приморскими галофитами;

в) обширные поймы рек.

На макроэкотопы были подразделены выделы с очень сложной структурой. Остальная флора была подразделена на парциальные флоры мезоэкотопов, в целом соответствующих различным экологическим классам или их группам, как, например, ксерические местообитания (включая щебнистые вершины, каменистые холодные пустыни, степи и т. д.), снежники с рядом подразделений и двумя степенями нивации (хионофиты и гемихионофиты), мезофитные тундры (отдельно равнинные и горные) и т. д.

4. Как уже сказано выше, в пределах фитохории некоторые виды сплошь населяют определенную ее часть, при этом граница с остальной частью фитохории, где таксон отсутствует либо крайне редок или как минимум заметно реже встречается, хорошо выражена.

5. Остальные виды с более или менее мозаичным типом распределения внутри фитохории сортируются по эколого-географическим группам, на основании экологических либо синтаксономических признаков, и их тип распределения, если позволяют имеющиеся данные, может быть прослежен с большой точностью. В результате вся территория фитохории распределяется между активными флористическими комплексами.

6. Наконец, после распределения по установленным эколого-географическим группам оставшихся наиболее редких или, напротив, самых обычных видов, можно составить структурно аннотированный список для каждого флористического комплекса с выделением его ядра и территориальных вариантов, редких или относящихся к аналогичным комплексам в других фитохориях. Дополнением послужит список группы устойчиво ассоциированных растений из числа высокоактивных видов комплекса. Следует установить специфический тип распространения каждого комплекса.

Работа с константностью видов во флорах Берингийско-Чукотской подпровинции выявила преобладание долготных (секторальных) границ, наиболее важными из которых оказались отделяющие крайне восточные территории, протянувшиеся от района Колючинской губы вдоль восточного и юго-восточного побережья Чукотского п-ова. Многие американские и центрально-берингийские виды имеют здесь свой западный предел, среди них — два локально доминирующих аляскин-

ско-юконских вида *Dryas*. Очень примечательный набор видов, включая степные эндемики, такие как плотнодерновинный злак *Helictotrichon krylovii* или полукустарник *Dracocephalum palmatum*, появляется в долине центральной Амгуэмы (Юрцев, 1974, 1981; Kucherov, Daniëls, 2005), но здесь мы имеем дело с континентальным анклавом особого рода.

Широтные границы в пределах данной фитохории менее значимы, однако хорошо представлен феномен анклавов, образующих макромозаичный узор.

Хотя, как правило, ботанико-географическое районирование территории проводится по большей части на основе флористических границ, в случае выраженного развития изолированных анклавов некоторые районы в межгорных долинах или широких котловинах предпочтительнее закартировать отдельно.

В заключение раздела следует сказать, что вышеизложенные методы хорошо сочетаются с сеточной системой картирования флоры — в случае дополнения последней методологией изучения КФ, ЛФ и ПФ. Возможно, данные методы окажутся фундаментальными, имеющими самое разнообразное применение.

Аркто-бореальный экотон: 5 подходов к систематизации

Помимо внутризональных исследований, с помощью рассматриваемого метода представляется интересным применить его при анализе РП соседствующих зон и особенно межзональных экотонов. Наиболее важно было бы исследовать аркто-бореальный экотон, представляющийся почти тождественным тундрово-таежному экотону.

Концепция экотона предполагает постепенное замещение одного биотического комплекса другим, более или менее контрастирующим. Такое замещение никогда не происходит в одной точке или по одной линии, но оба комплекса видов «перекрываются» в пределах более или менее широкой переходной зоны: с одного края экотона одна биота создает фон для выделов другой и наоборот. Как пример, можно упомянуть традиционное подразделение тундрово-таежного экотона на северную и южную лесотундру. Аналогичный подход выглядит оптимальным также и в отношении субальпийского (и подгольцового) пояса в высокогорьях, особенно на тех территориях, где отсутствует специфический пояс высокотравья и/или крупных стлаников.

Подобную ситуацию я наблюдал в Верхояно-Колымской горной стране (Юрцев, 1964, 1965, 1968), в Каскадных горах (Вашингтон, США) и т. д. Помимо чередования несколько измененных растительных сообществ, характерных для одного либо другого пояса, здесь можно отметить присутствие арктических или альпийских видов растений под пологом лиственничных или еловых редколесий. Можно сказать, что в области контакта широко распространенных комплексов возникают своего рода «гибридные системы».

Мыслимы 5 способов логической систематизации подобного расположения экотонов.

1) Оба экотонных пояса (или, скорее, подпояса) относятся к нижнему (бореальному) поясу или зоне. Альпийская либо тундровая зона остается более чистой и гомогенной, что подкрепляется отсутствием деревьев, в особенности хвойных.

2) Противоположное решение: экотон полностью примыкает к верхнему поясу или зоне, образуя комплексную аркто-бореальную зону выше гомогенной лесной или таежной.

3) Обе части экотона отделены как от арктической (альпийской), так и от бореальной зон в качестве отдельной самостоятельной зоны (например, субарктической)

с дальнейшим подразделением внутри нее, либо 4) более холодная часть экотона присоединяется к арктической (или альпийской) зоне, более теплая — к таежной.

Наконец, 5) выделяется гипоарктический пояс (зона) на основании доминирования в нижних ярусах специфического гипоарктического (гемикриофильного) комплекса видов с подзональным оптимумом как раз в области контакта арктического и бореального комплексов (т. е. комплексов криофитов и некриофитов).

Для принятия оптимального ботанико-географического разделения наиболее важна позиция деревянистых компонентов из-за их роли в создании устойчивого каркаса надземной части фитосферы. Деревянистые растения в Арктике можно подразделить на 4 размерных (высотных) класса: от простратных и подушковидных кустарничков (высотой до 3—5 см; I) через гемипростратные либо ортотропные кустарнички (до 30 см; II) и далее низкие кустарники (гемипростратные либо ортотропные, до 1.5 м в высоту; III) до низкоствольных (высотой до 5 м) деревьев, высоких кустарников и крупных стлаников (IV). Пошаговое устранение более высоких размерных классов (с трансформацией жизненных форм, характерной для двух более высоких классов, в таковые, свойственные двум нижним размерным классам) позволяет дать определение каждой из подзон в пределах Арктики с точки зрения набора деревянистых жизненных форм.

В отличие от травянистых растений, мхов и лишайников, деревья более чувствительны к климату, особенно к термическому режиму, благодаря чему уступают свои позиции. Распространение деревьев и других высоких деревянистых растений в переходной полосе между лесом и тундрой на Чукотке приведено в одной из недавних публикаций (Юрцев и др., 2004. С. 1702—1703: рис. 5). Можно видеть, что экотон деревянистой растительности довольно узок — т. е. тундровая зона практически вся свободна от деревьев, в особенности от хвойных деревьев, почти повсеместно доминирующих в зоне тайги.

Характеристика подзон тундровой зоны на основании сочетания жизненных форм активных и индикаторных деревянистых видов

Характеристики такого типа должны быть достаточно гибкими, как и любые другие категории зональных признаков. В целом, однако, биоморфные признаки довольно хорошо коррелируют с другими зональными критериями и потому должны быть приняты во внимание. Я хотел бы напомнить, что участники путешествия вдоль Канадской Арктической трансекты (в составе команды CAVM), будучи не в состоянии убедить друг друга в предпочтительности собственного зонального деления и терминологии, в итоге разработали для разграничения подзон именно признаки, основанные на комбинации характерных деревянистых жизненных форм (Edlund, Alt, 1989; Edlund, 1990). При этом я предпочел бы иметь дело не с чисто биоморфными названиями единиц, но, скорее, с экобиоморфными, т. е. с биоморфами, выделенными также с учетом амплитуды толерантности и особенностей экологии. Одно из основных подразделений такого рода — это разделение кустарничков на криофильные (арктические и арктоальпийские, большей частью эвтрофные), гемикриофильные (гипоарктические) и некриофильные (бореальные), разграничивающее основные группы подзон. Очень полезной могла бы быть также категория ценобиоморфы — объединения различных биоморф со сходным ценоэффектом (сходными фитоценологическими параметрами).

Далее мы опускаем рассмотрение лесотундрового экотона, где лесные сообщества присутствуют за пределами пойм (а в поймах иногда достигают большой высоты). Особенности этой полосы рассмотрены выше (см. также Юрцев и др., 2004).

Гипоарктическая группа подзон тундровой зоны

Подзона южных гипоарктических тундр может быть выделена по высокой активности на плакорах и (других) мезоморфных местообитаниях, в депрессиях рельефа гипоарктических и арктобореальных низких кустарников, в более или менее континентальных районах — карликовой березки (*Betula nana* s. l.). На дренированных склонах и аллювиальных террасах иногда встречаются обширные заросли *Alnus fruticosa*; возобновление этого кустарника иногда спорадически отмечается в пушицевых кочкарниках на плакорах (на волнистых суглинистых равнинах и высоких террасах). В понижениях с высоким уровнем влагообеспеченности обычны виды высоких кустарников и деревьев из семейства ивовых: наиболее часто *Salix alaxensis* и *S. boganidensis*, реже — бореальные *S. udensis* и *S. schwerinii*, в районах с глубоким протаиванием вечной мерзлоты — иногда рощи *Chosenia arbutifolia* и *Populus suaveolens*. Наконец, в депрессиях хорошо защищенных от ветра южных склонов на Центральной Чукотке встречаются заросли низкоствольного криволесья *Betula cajanderi* из родства *B. pendula* (2n = 28). Криофильные кустарнички преобладают лишь в экстремальных местообитаниях.

В подзоне средних гипоарктических тундр ерники из *Betula exilis* трансформируются в ерничковые тундры высотой 15—20 см. Кустарниковые ивняки и ивняковые тундры сокращают свое распространение, сохраняясь в отдельных более глубоких оврагах (с примесью таких хионофитов, как *Ranunculus nivalis*, *Erigeron humilis*, *Parnassia kotzebuei*). В поймах *Salix alaxensis* и *S. boganidensis* редко достигают 1.5—2 м в высоту. На мезоморфных местообитаниях возрастает роль криофильных кустарничков (*Dryas*, *Salix*, *Cassiope tetragona*), которые постепенно занимают все более значительную часть территории, разделяя большинство местообитаний с гипоарктическими кустарничками. Последние, однако, сохраняются даже на болотах. *Alnus fruticosa* становится флористической редкостью.

Северные гипоарктические тундры (s. str.) на материковой Чукотке замечательны (практически) полным отсутствием низких кустарников даже в поймах. Сохраняющиеся местами ивы (*Salix lanata* subsp. *richardsonii*, *S. pulchra*, *S. glauca*) принимают форму ортотропных (*S. lanata*) либо простратных (*S. pulchra*) кустарничков. Криофильные кустарнички, в большинстве своем стелющиеся, достигают доминирования за счет гипоарктических и бореальных, которые встречаются лишь спорадически.

В целом подзона южных гипоарктических тундр, где сохраняются низкие (в поймах — средней высоты) деревья и (по большей части за пределами пойм) высокие кустарники, представляет собой экотон между северной тайгой и лесотундрой, с одной стороны, и средней гипоарктической («типичной») тундрой — с другой. Главная черта гипоарктической группы подзон — это активность (от самой высокой до умеренной) гипоарктических и арктобореальных деревянистых растений, большинство из которых сохраняет гибкость в отношении вертикальных и горизонтальных размеров. Миниатюрные криофильные деревянистые виды, начиная с экстремальных условий среды в южных гипоарктических тундрах (и подзоне крупных стлаников), постепенно распространяются на остальные местообитания. Значительное место здесь принадлежит вечнозеленым деревянистым растениям.

Арктическая группа подзон

Эта группа сильно отличается от предыдущей отсутствием (в норме) III и IV классов. Класс II представлен одной *Cassiope tetragona* (вечнозеленая; нередко *C. tetragona* дает укрытие реликтовым гипоарктическим олиготрофным кустарничкам, таким как *Ledum*, *Vaccinium vitis-idaea* и т. д.). Причины столь выраженных отличий в выборе местообитаний видами арктической и неарктической групп все еще остаются неясными.

В подзоне южных арктических тундр (собственно Чукотка, приморский гумидный вариант) низкие кустарники совершенно исчезают, равно как и некоторые виды гипоарктических кустарничков. Прочие виды последних неактивны или малоактивны. *Betula exilis* отсутствует как вид либо крайне редка, встречаясь в виде простратной жизненной формы на аллювиальных террасах (мыс Шелагский). *Cassiope tetragona* — один из доминантов горных тундр на склонах северной или восточной экспозиции.

Особенность анклавов южной арктической тундры в западно-центральной части о-ва Врангеля (континентальный островной вариант) обсуждалась в одной из моих недавних статей (Yurtsev, 2004). Это крайне флористически богатый вариант арктической тундры с полным набором признаков, присущих подзоне южных арктических (и многими общими с подзоной северных арктических!) тундр, за вычетом того, что в хорошо защищенных депрессиях рельефа и в поймах развиты низкие ивняковые тундры. Образующие их ивы — это *Salix lanata* subsp. *richardsonii* и ортотропная раса *S. glauca*. Однако даже под пологом кустарника *S. lanata* у *S. pulchra* сохраняется простратная форма роста. Присутствие низких кустарниковых ив является аномалией, которая может быть объяснена «континентальными» зимами (отсюда мощный рыхлый снеговой покров, больше солнечных дней летом и т. д.). Набор гипоарктических олиготрофных видов кустарничков сильно обеднен (отсутствуют *Empetrum*, *Arctous*, *Betula exilis*, *Salix krylowii*, *Spiraea beauverdiana*); наблюдаемые виды крайне редки и приурочены к зарослям *Cassiope tetragona*, полностью отсутствуя во влажных плакорных тундрах (резкий контраст с подзоной северных гипоарктических тундр на материковой Чукотке, если сравнивать только кислые варианты). Из числа горных ацидофильных кустарничков, обычных на материковой Чукотке, особенно заметно отсутствие *Diapensia obovata*.

Северные арктические тундры хорошо представлены на о-ве Врангеля на прибрежных равнинах и на плато в восточной части острова. Кустарниковые формы *Salix lanata* subsp. *richardsonii* и *S. glauca* отсутствуют. *Cassiope tetragona* играет незначительную роль в растительном покрове. Наряду с другими простратными листопадными криофильными видами *Salix* высокоактивны простратные расы *S. glauca* (по бесснежным краям высоких террас), *S. pulchra* и особенно *S. reptans*, а также виды *Dryas* (специализированные к химизму субстрата).

Высокоарктические тундры (= «полярные пустыни») в норме лишены деревянистых растений, хотя на многих архипелагах они на деле присутствуют в качестве редкостей. В пределах Чукотки эта подзона отсутствует.

Пластичность и специализация (консерватизм) деревянистых жизненных форм в пределах Арктики

Общий набор древесных видов Арктики можно подразделить на две основные группы. Первая охватывает наиболее высокие размерные классы III и IV в диапазоне от низких кустарников до низких деревьев с малым числом искривленных

стволов. Соответствующие виды не специализированы и могут изменять свой размерный класс в зависимости от условий среды — вплоть до I класса (простратных деревянистых растений). Наилучший тому пример представляет *Salix pulchra* (subsp. *anadyrensis*): в поймах подзоны северной тайги Анюйского нагорья это дерево до 6 м выс., в то время как популяции на о-ве Врангеля — облигатно простратные; в подзонах гипоарктической тундры, так же как и на высоких террасах в северной тайге, покрытых лиственничными редколесьями с нижними ярусами олиготрофных низких кустарников и кустарничков, мхов и лишайников, она является низким гемипростратным кустарником. В южных гипоарктических тундрах простратную форму нередко принимают *Larix gmelinii* и *L. cajanderi*.

Виды II класса более консервативны, но большинство из них также способно изменять размерный класс — вплоть до полностью простратной формы роста. В то же время деревянистые растения I класса — простратные и/или подушковидные — действительно консервативны и специализированы, с тенденцией к миниатюризации и компактности.

Очевидно, деревянистые виды III и IV классов хорошо соответствуют феномену адаптивных норм, изученному на видах лосося, у которых существует несколько генетических программ с относительно легким переключением между ними (Медников, 1987). Это хорошо видно на примере *Salix pulchra* s. l. или *S. glauca* s. l. на о-ве Врангеля. *Salix arctica* на большей части области своего распространения — строго простратный кустарник, но на юге берингийской части своего ареала это кустарник до 1 м выс. Наблюдаемые различия можно сопоставить с таковыми в амплитудах толерантности и изменчивости в различных географических популяциях одного вида.

Высокая пластичность жизненных форм III и IV классов намечает путь эволюционного происхождения всего спектра биоморф в популяциях деревянистых растений в пределах безлесных районов Крайнего Севера, т. е. собственно Арктики. Это подтверждается недавними исследованиями Ю. В. Гамалея и А. В. Разумовской (Гамалей, 2000; Разумовская, Гамалей, 2000), выявившими, что флоэмные терминали большинства видов арктических деревянистых растений относятся к анцестральному типу.

Критерии солярной (широтной) зональности арктической и субарктической биоты

В заключение хотелось бы обсудить спорный вопрос о критериях зональности. Значение солярной зональности как фактора, обусловливающего распределение растений, трудно переоценить. Практически «общим местом» стало то, что не существует азональных экотопов либо комплексов видов растений, хотя набор подзон, населяемых последними, может простираться за пределы более чем одной зоны. Отсюда подразделение интразональных видов Ю. И. Черновым (1975) на моно- и поли-интразональные. Существует мнение, что все элементы так называемого «идеального профиля» (включающего полный набор экотопов ландшафта) зональны, но пределы зонального распространения отдельных компонентов ландшафтной биоты могут быть различны. Вполне обоснованно желание биологов отдать предпочтение лишь одному из компонентов, избрав его в качестве эталона и назвав «зональным», однако критерии выбора также могут весьма разниться.

В России наиболее широко распространенным является (или являлся?) критерий плакорного местообитания (точнее, энтопия в терминологии Л. Г. Раменско-

го (1938)). Этот критерий, предполагающий конкретное топографическое местоположение вкупе с определенным литологическим составом в качестве элементов, относительно стабильных в сравнении с биоклиматическим режимом, изначально был введен отечественным ботаником Г. Н. Высоцким (1909) для возвышенных и расчлененных лёссовых плато степной и лесостепной зон юга России. Здесь было сформулировано правило непосредственного влияния климата на плакорную растительность, впоследствии экстраполированное на все другие зоны. Это правило прекрасно соответствует природным условиям юга России, включая глубокий уровень залегания грунтовых вод и мощное капиллярное испарение влаги в лёссовых почвах. Данный энтопий, однако, превращается в свою экологическую противоположность в условиях многолетней мерзлоты Арктики и Субарктики. Здесь широко распространены так называемые «едомы» — высокие наносные террасы с очень густой сетью прослоек жильного льда, предположительно полигенетические по своему происхождению, но с ведущей ролью процессов криогенеза. Сложенная «едомой» равнина в Северо-Восточной Якутии, где благодаря очень малой глубине активного слоя лёссоподобные осадки представляют собой весьма влажный субстрат, прямо противоположна по своим свойствам лёссовым равнинам российского Юга. Было бы странным ожидать одинаковых проявлений природных процессов в столь контрастных регионах; однако доказано, что в криоаридные интервалы плейстоцена «едома» не отличалась от южных лёссов по своему режиму влажности (точнее сухости) и была покрыта тундростепной растительностью. Другим важным свойством амфиберингийских лёссов является очень низкая чувствительность к различиям летних температур. Развитая на них растительность (пушицевый кочкарник) практически идентична в подзонах как северных, так и южных гипоарктических тундр и очень сходна с таковой в полосе лесотундрового экотона. *Eriophorum vaginatum* — чемпион по толерантности к вечной мерзлоте. Таким образом, мы не можем рассматривать области вечномерзлых осадочных пород в качестве универсального зонального эталона. Не можем мы, однако, и игнорировать подобный класс местообитаний — вероятно, наиболее широко распространенный ландшафт в тундровой зоне и хороший индикатор глобальных изменений климата, со столь выраженным изменением свойств при переходе от аридности к гумидности, объемлющий целый ряд подзон в области таежно-тундрового экотона.

Кратко перечислим остальные критерии. Прежде всего, следует назвать критерий «мезоморфных» экотопов, предполагающий средние (промежуточные) значения по оси каждого из экологических факторов, будь то влажность, температура почвы, защитная роль снежного покрова зимой и т. д. Пространство «средних» значений факторов доступно для представителей разных экологических групп и вдобавок само имеет модальные элементы. «Слабым местом» этого критерия является строгая приуроченность экотопов к склонам (проблема экспозиции), почвам «грубого» механического состава, также зависимость их от влияния поверхностного стока. Тем не менее игнорировать этот класс местообитаний также нельзя.

Третий критерий — это чувствительность к климатическим условиям (температуре, количеству осадков) вегетационного периода. Однако соответствующие местообитания необходимо экстремальны, являя собой противоположные полюса экологического спектра. Очень часто они приурочены или к бесснежным обдуваемым горным вершинам и гребням с интенсивными процессами выщелачивания грубоскелетного субстрата, или к их противоположности — снежникам в депрессиях и у подножия склонов (антиподам «плакоров»), — т. е. к двум крайностям. Экологическое значение этих двух классов местообитаний велико в холодных областях

(широтных и высотных) и, возможно, они играли наиболее важную роль в период формирования растительности этих областей. Здесь в первую очередь концентрируются представители соответственно континентальных и океанических элементов флоры. Местообитания первых хотя и подвергаются сильнейшему выщелачиванию в областях гумидного климата, в условиях более сухих склонов и гребней характеризуются аккумуляцией катионов и анионов; в то же время вторые получают стекающий вниз по склону обогащенный сток.

В числе зональных индикаторов могут быть названы также автономные местообитания (термин, принятый в почвоведении и подразумевающий автономность от влияния соседствующих экотопов). Сюда относятся элювиальные геохимические элементарные ландшафты в смысле Б. Б. Полынова (1952), рассмотренные нами выше. Концепции плакорной растительности, мезофитной растительности и автономной растительности в значительной степени связаны с концепцией климакса — моноклимакса (в настоящее время отринутой большинством биологов) либо климатического климакса в рамках теории поликлимакса. Как бы то ни было, игнорировать тренды эндогенных сукцессий также нельзя. Подходящим обозначением для местообитаний, в настоящее время формирующихся под прямым влиянием локального макроклимата, подобно слабовсхолмленным равнинам, мог бы стать термин «автономные позиции» — по аналогии с элювиальным геохимическим элементарным ландшафтом Б. Б. Полынова (1952) и в противовес позициям аллономным. Вдобавок следует осознавать значимость зрелых (климаксовых) стадий эндогенных сукцессий сравнительно с более ранними.

В последнюю (для холодных областей — отнюдь не по значимости!) очередь в качестве зонального критерия следует назвать набор жизненных форм (биоморф, форм роста) видов с высокой ландшафтной активностью. Особенно это касается деревянистых растений, формирующих жесткий каркас сообщества в надземной сфере. Опыт работ по проекту CAVM показывает, что каждую из подзон тундровой зоны легко охарактеризовать в терминах состава и соотношений жизненных форм различных размерных классов.

Благодарности

Автор сердечно благодарит А. А. Зверева за обработку количественных данных с помощью созданной им Интегрированной Ботанической Информационной Системы «IBIS» и составление таблицы, а также Т. М. Королеву за подготовку первого варианта кривых и С. В. Чиненко за помощь при подготовке рукописи. Большое спасибо коллегам по Лаборатории растительности Крайнего Севера за предоставление исходных данных по региональным и локальным флорам (см.: Юрцев и др., 2001).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 02-04-49142 и 05-04-49583) и Программного гранта президиума РАН (2003—2004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Высоцкий Г. Н. О фитотопологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение. 1909. Т. 11. № 2. С. 97—104.

Гамалей Ю. В. Структурно-функциональное разнообразие видов — основа разнообразия флор и типов растительности // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 350—374.

Малышев Л. И. Современные подходы к количественному анализу и сравнению флор // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 142—148.
Медников Б. М. Проблема видообразования и адаптивные нормы // Журн. общей биологии. 1987. Т. 48. № 1. С. 15—26.
Полынов Б. Б. Геохимические ландшафты // Географические работы. М., 1952. С. 381—393.
Разумовская (Сюткина) А. В., Гамалей Ю. В. Анализ флоры Сунтар-Хаята с использованием структурной типологии растений и аннотированного списка видов // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы. СПб., 2000. С. 375—390.
Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. 620 с.
Толмачев А. И. О методах сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие флоры в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. об-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 111—124.
Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975. 223 с.
Шеляг-Сосонко Ю. Р. О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 6. С. 761—774.
Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Тр. БИН. Сер 3. Геоботаника. 1964. Вып. 16. С. 3—82.
Юрцев Б. А. Ботанико-географический анализ флоры и растительности горного узла Сунтар-Хаята (Верхояно-Колымская горная страна) // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1965. 33 с.
Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.
Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л., 1974. 160 с.
Юрцев Б. А. Некоторые тенденции развития метода конкретных флор // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 69—83.
Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы Северо-Восточной Азии: Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Берингии. Новосибирск, 1981. 168 с.
Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.
Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987а. С. 3—10.
Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987б. С. 47—66.
Юрцев Б. А. Сравнительная флористика в России: вклад школы А. И. Толмачева // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 3. С. 385—399.
Юрцев Б. А., Катенин А. Е. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия Азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.
Юрцев Б. А., Зверев А. А. и др. Градиенты таксономических параметров локальных и региональных флор Азиатской Арктики (в сети пунктов мониторинга биоразнообразия) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 1—28.
Юрцев Б. А., Зверев А. А. и др. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 1689—1727.
Edlund S. A. Bioclimatic zones in Canadian Archipelago // Canada's Missing Dimension: Science and history in the Canadian Arctic islands. Ottawa, 1990. P. 421—441.
Edlund S. A., Alt B. T. Regional congruence of vegetation and summer climate pattern in the Queen Elisabeth Island, Northwest territories, Canada // Arctic. 1989. Vol. 42. P. 3—23.
Kucherov I. B., Daniëls F. J. A. Vegetation of the classes Carici-Kobresietea and Cleistogenetea squarrosae in Central Chukotka // Phytocoenologia. 2005. Vol. 35. N 4: Classification and Mapping of Arctic Vegetation. P. 1—49.
Yurtsev B. A. Some problems in the botanical-geographic division of the North-Eastern Asia // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 908—923.

SUMMARY

Functional concept of flora as a hierarchic system of populations of all co-existing plant species is developed, with the three basic layers in a hierarchy, namely of areas, species populations, and floras. The latter may be treated at the intralandscape level (partial floras; the lowest level being that of plant communities, microhabitats and coenotic populations), the landscape level (elementary floras and local floras as their minimal areas), and the above-landscape (regional) level (floras of phytochoria and geo-

graphic (regional) populations). Such an approach, representing the synthesis of floristic and phytosociological ones for the purpose of study of plant cover as a whole, suggests quantitative estimation of the units at each level, based on either frequency (constancy) and cover (relation scale), or habitat range, frequency and abundance (grade scale). These 3 estimations could be integrated in one called activeness (partial, landscape, or regional); the latter value has been introduced recently, the method of its estimation is being still in progress. An impulse to development of the above-listed concepts and methods was given by A. I. Tolmachev's (1931) «elementary flora» concept which structured the traditional idea of a flora and facilitated the use of statistics (in form of putting individual meanings of various parameters into schematic maps and calculating mean values of derived parameters, which permits correlation with various geographic and palaeogeographic factors). Algorithms of comparative analysis of quantitative characteristics of regional floras and the pattern of distribution of different species groups (zonal/sectoral and macro-mosaic) are shown on the material of local floras of the Beringian Chukotka subprovince of the Asian Arctic. In conclusive sections, zonation criteria for Arctic and Subarctic Asia are considered along with different approaches to treating the arctic-boreal ecotone, with an emphasis on the role of 4 size (height) classes of woody plants in the establishment of the above-ground structure of the phytosphere.

УДК 582.341 : 551.312.2

© В. В. Панов

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ СФАГНОВОГО МОХОВОГО ПОКРОВА ВЕРХОВЫХ БОЛОТ

V. V. PANOV. SOME FEATURES OF THE SPHAGNUM MOSS COVER DEVELOPMENT IN BOGS

Тверской государственный технический университет, каф. «Природообустройство и экология»
170026 Тверь, наб. Афанасия Никитина, 22
E-mail: vvpanov@tvcom.ru
Поступила 26.05.2005
Окончательный вариант получен 01.08.2005

Рассматриваются механизмы развития мохового покрова болот, основу которых составляет самоорганизация сфагновых дернин посредством горизонтального перемещения. При перемещении у дернины появляется оптимальная плотность. Связь между плотностью дернины и влажностью субстрата отражается в формировании вертикальной зональности микрорельефа, составляющей основу его развития. Система механических колебаний или «дыхание» торфяной залежи приводит к согласованному «вихревому» перемещению дернин на поверхности отдельных микроформ, болотных участков или на небольших болотах.

Ключевые слова: мох, дернина, движение, самоорганизация, саморегуляция, сфагновые болота.

Традиционно динамика сфагновой дернины определяется изменением линейного прироста особей мха, а также плотностью дернины в зависимости от влажности местообитания. Прошлогодняя часть мха постепенно переходит в наклонное положение. Уплотнение дернины, по данным М. Илометца (1981), начинается через 15—25 лет. В первые годы формируется структура подошвенного слоя дернины. Она состоит из живых и отмерших частей растений в наклоненном и неуплотненном состоянии.

Несмотря на отдельные описания горизонтального перемещения моховых дернин (Герасимов, 1928; Кощеев, 1953; Лопатин, 1954; Конойко, 1989; Антипин, Лопатин, 1989), в большинстве случаев в основе анализа их поведения лежит традиционное представление об их вертикальной дифференциации — в одинаковых условиях среды разные виды мха имеют различный характер роста. Однако нередко один и тот же вид занимает как повышения микрорельефа, так и расположенные рядом понижения.

В зависимости от влажности, количества света и возраста растения количество и расположение пор у одного и того же вида и даже у одной и той же особи мха варьируют (Савич-Любицкая, Смирнова, 1968). При этом более крупные особи дают более крупные побеги (Солоневич, 1966), и поэтому полного подобия дернин одного вида мха даже в одинаковых условиях не будет. Таким образом, индивидуальные признаки дернины могут частично компенсировать морфологические и функциональные различия видов сфагновых мхов в формировании поверхности болота, а также являться причиной первичной дифференциации поверхности на повышения и понижения. Об этом упоминала И. Д. Богдановская-Гиенэф (1936).

По ориентации отмерших частей стеблей мха можно установить траекторию движения дернины за несколько лет. Скорость подобного движения в среднем составляет 2—3 м за столетие. Сохранение единого направления перемещения дернины в течение ряда лет говорит о существовании определенной тенденции в развитии сфагновой дернины (рис. 1).

По данным П. К. Воробьева (1965), масса головок сфагнового мха больше массы средней части стеблей. При высоком стоянии уровня воды дернина находится в разуплотненном состоянии и наблюдается ее оседание. В случае дефицита влаги увеличиваются плотность и морфологическая устойчивость дернины за счет жесткости каркаса из сомкнутых головок мха (Смоляницкий, 1977). Поэтому целостное функционирование сфагновой дернины выражается в существовании и развитии зоны между поверхностью сфагнового покрова и зоной уплотнения растительных остатков. Эта зона сглаживает видовые особенности мхов, влияющие на развитие поверхности болота, колебания климатических параметров в течение ряда лет, и определяет характер горизонтального перемещения дернин.

Колебания уровня воды способствуют дифференциации микрорельефа (Кузьмин, 1980). Повышения микрорельефа менее подвижны при колебаниях уровня воды, чем понижения. В результате с увеличением амплитуды колебания уровня воды структурная связь между соседними повышением и понижением микрорельефа уменьшается.

В соответствии с механизмом саморегуляции плотности сфагновой дернины (Смоляницкий, 1977) причиной ее перемещения и направления ориентации является различие в колебании уровня воды и поверхности болота, связанное с различием плотности субстрата.

Сфагновые дернины, подобно волнам, перемещаются по поверхности болота. Ежегодное возобновление роста мха в соответствии со сложившейся структурой сфагновой дернины за ряд последних лет способствует сохранению формы и амплитуды волны из мха. Его рост и наклон его стеблей можно сравнить с процессами накопления и рассеивания энергии волн. Ограничение движения дернины — это снижение ее способности к саморегулированию, что приводит к потере ее целостности и распаду.

Процессы саморегуляции и формирования целостности сфагнового покрова болотного массива связаны с приуроченностью видов сфагнового мха к определен-

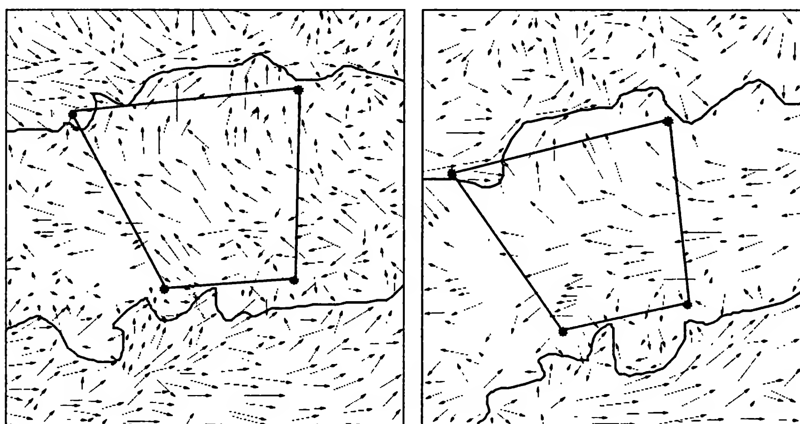


Рис. 1. Перемещение моховых дернин по данным съемки с высоты 3.5 м.

Слева — май, справа — сентябрь 1990 г. (тонкая линия — границы понижения микрорельефа; размер 1 м^2).

ным поясам на поверхности болота (Герасимов, 1928; Богдановская-Гиенэф, 1936), наличием выровненных участков болота диаметром 100—500 м, с преобладанием *Sphagnum angustifolium*, перемещающихся по поверхности болота, а также участков со значительным расчленением микрорельефа, появлением лишайников и преобладанием *S. magellanicum*, *S. majus* и *S. fuscum* (Кудряшов, 1929).

Основной целью работы является исследование горизонтального движения сфагновых дернин и связанного с ним формирования поверхности сфагновых болот.

Материал и методы

Исследования проводились в центральной части Тверской обл. на трех верховых болотах выпуклой формы со сплошным сфагновым покровом. Сосново-сфагновые болота Каликинское и Локотенское имеют площадь 75 и 120 га и глубину 3 и 5 м соответственно. Участок Терелесовского-Грядского болотного массива площадью около 1 тыс. га с хорошо развитым в центре грядово-мочажинным комплексом, «лесным кольцом» в средней части, безлесным пушицево-шейхцериево-сфагновым кольцом, сменяющимся осоково-сфагновыми и древесно-осоковыми сообществами ближе к границе болота. Микроуровневые исследования поверхности болота выполнены на Терелесовском-Грядском болоте, макроуровневые — на всех.

На рис. 2 представлен фрагмент поверхности Терелесовского-Грядского болота. На его поверхности выделены зоны с однородным характером развития мохового покрова. Следует отметить, что для дешифрирования направления движения дернин использовалась их способность при перемещении наклонять наземные части трав (пушица, шейхцерия, очеретник, осока (рис. 3)). Всего выделяются три зоны, при этом переходная зона подразделяется на две подзоны: *M1*, *M2a*, *M2b*, *M3* (рис. 2).

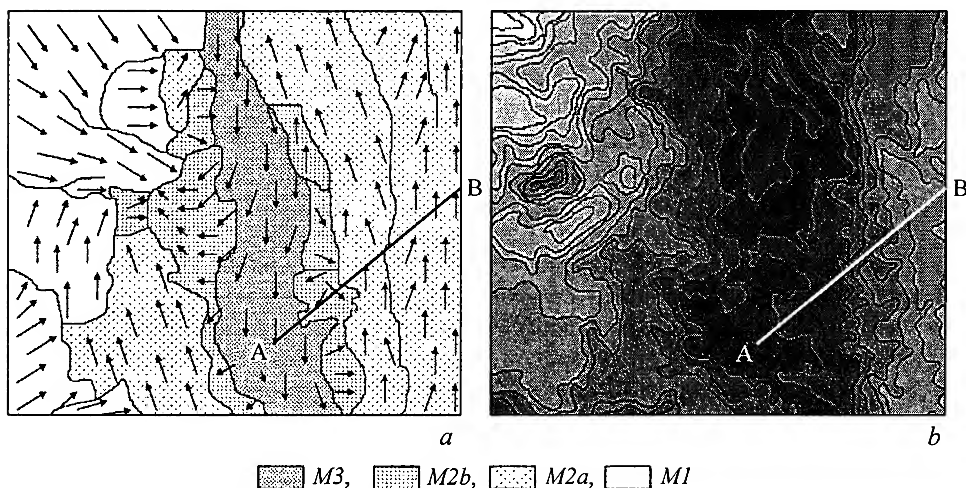


Рис. 2. Фрагмент поверхности Терелесовского-Грядского болота, 1.5 × 1.5 м.

a — структурная схема мохового покрова; стрелками показано направление движения мха. *b* — модель рельефа поверхности болота с сечением 12.5 мм; темный тон — минимальные отметки поверхности. AB — микропрофиль. Морфодинамические зоны микрорельефа: *M1* — зона консервативного перемещения дернин; *M2* — преобразующего (*a* — взаимодействие с зоной *M1*; *b* — с зоной *M3*); *M3* — неустойчивого.

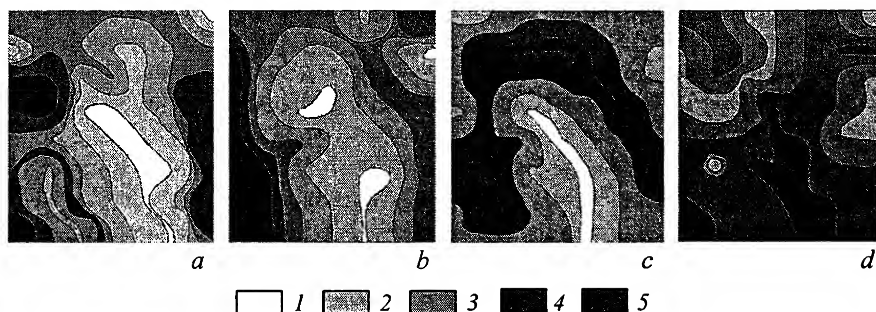


Рис. 3. Схемы механического взаимодействия мха и пушицы (на примере части рис. 2; размер — 1 м²).

a — количество направлений наклона трав; *b* — количество трав, %; *c* — величина трав, см; *d* — угол наклона трав, град. *a*: *1* — 0, *2* — 1, *3* — 2, *4* — 3, *5* — 4; *b* : *1* — 0, *2* — 0—25, *3* — 26—50, *4* — 51—75, *5* — 76—100; *c*: *1* — 0—5, *2* — 6—10, *3* — 11—15, *4* — 16—25, *5* — >25; *d*: *1* — отсутствует, *2* — 0, *3* — до 30, *4* — до 60, *5* — до 90.

При проведении плановой съемки поверхности были получены стереопары снимков, которые позволили с помощью стереофотограмметрических приборов построить геометрическую модель поверхности с точностью до нескольких миллиметров (рис. 2, *b*). Методика проведения плановой съемки опубликована ранее (Панов, 1991). К ее особенностям следует отнести высоту съемки — 3—5 м над поверхностью, а также трансляцию камеры через 1 м на расстояние до 5 м, что позволило получить изображение поверхности болота размером 3 × 7 м.

Наиболее удобным для работы и оптимальным по информативности оказалось сечение рельефа 12.5 мм. Съемка велась в среднем через 10—15 дней с апреля по октябрь. Всего были отсняты 13 и обработаны 7 площадок, расположенных в различных участках болотного массива. Участки исследования расположены на одном профиле, пересекающем весь болотный массив, в осоково-сфагновом сообществе — 1 площадка, пушицево-щейхцериево-сфагновом — 1, сосново-сфагновом с древостоем до 5 м (лесное кольцо) и фрагментами формирующегося мочажинного комплекса — 3, в грядово-мочажинном комплексе — 2. В мочажинных сообществах преобладали *Sphagnum cuspidatum* и *S. majus*. В грядовых сообществах преобладал *S. fuscum*, в меньшей степени — *S. magellanicum*, а на более выровненных открытых участках — *S. angustifolium*.

На рис. 2, *a* показаны траектории движения дернин и рельеф поверхности исследуемого фрагмента на той же площадке как на рис. 1. Данная площадка, расположенная в сосново-сфагновом сообществе с фрагментами мочажин, не отличается от других по степени интенсивности движения сфагнового покрова. Принципиальным отличием площадок друг от друга являлась разная амплитуда колебания уровня воды, влияющая на степень дифференциации и соотношение площади грядовых и мочажинных сообществ.

Каждая площадка была обустроена специальными поплавками для фиксации уровня воды. Для оценки совместного колебания уровня воды и поверхности болота использованы результаты серийной съемки площадок на поверхности болота, выполненной с апреля по октябрь (рис. 4).

На рис. 5 показан контур Локотенского болота (3 × 1.5 км). По профилям (AB, CD) выполнена азимутальная съемка направления перемещения дернин через 10 м, установленного визуально по наклону трав.

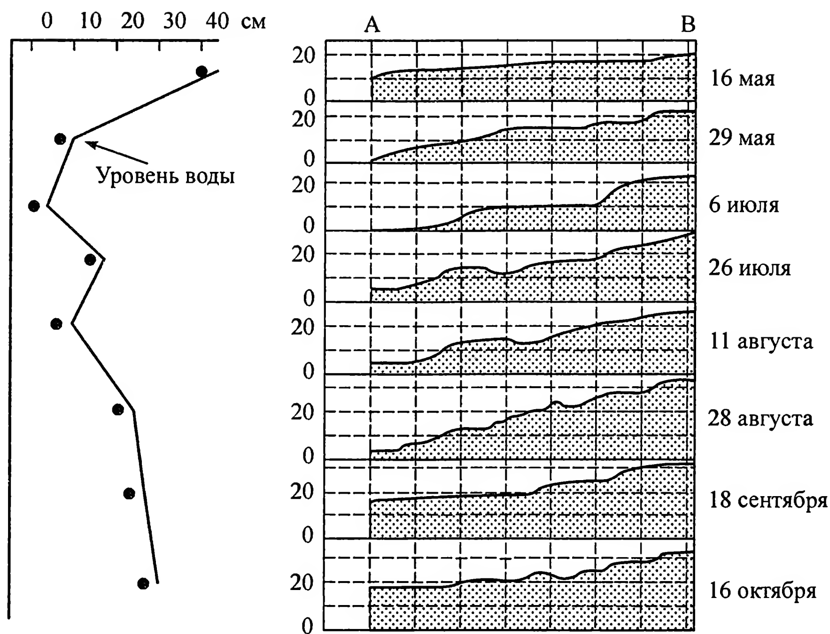


Рис. 4. Изменение отметок поверхности микропрофиля AB (рис. 2).

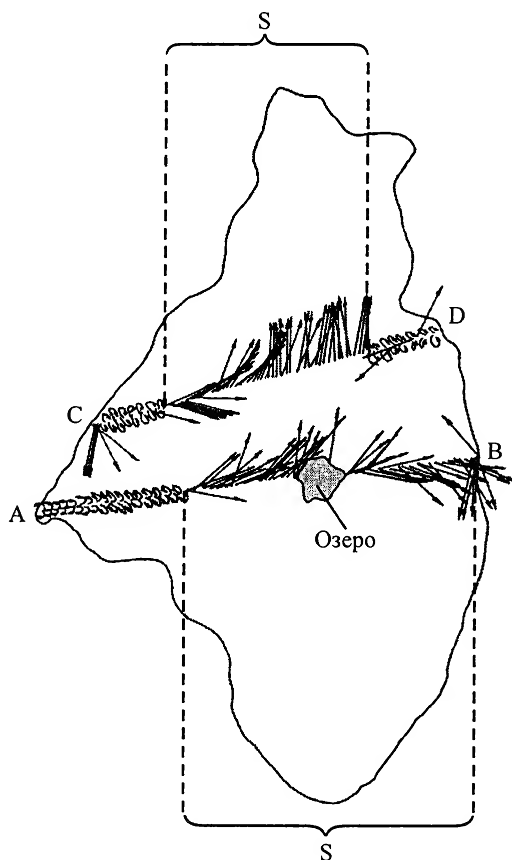


Рис. 5. Структура единого движения сфагновых дернин на поверхности Локотенского болота (S — область выраженного азимута движения мхов).

М. 1 : 25000. AB, CD — профили измерения азимута движения дернин.

Результаты

Зона повышения микрорельефа — *M1* (рис. 2, *а*) отличается преобладанием *S. fuscum* и ориентацией перемещения дернин, независимой от ориентации перемещения дернин в остальных зонах. Там, где граница этой зоны имеет ломаный характер и направление перемещения дернин ориентировано в перекрестье перемещения дернин зон *M2a* и *M2b*, направление дернин повышений совпадает с направлением дернин смежной зоны. Чем ярче выражено перемещение дернин в смежной зоне, тем больше это совпадение.

Преобразующая зона — *M2a*. Основное отличие этой зоны состоит в четко выраженном характере перемещения составляющих ее дернин. Это связано с тем, что здесь существуют оптимальные условия для развития дернины из *S. cuspidatum*. Отсутствие воды в базальной части растений благодаря тому, что субстрат возвышается над уровнем воды большую часть года, вызывает устойчивое перемещение дернин сфагнового мха за многолетний период. В целом характер изменения границ зоны *M2* с повышениями и понижениями микрорельефа отражает степень развития последнего.

Взаимодействие двух равнозначных по механической силе дернин приводит к формированию параллельного перемещения дернин смежных зон. В связи с тем, что преобразующая зона имеет более интенсивное движение, движение дернин зоны *M1* приобретает ее направление. Извилистость границы более консервативной зоны *M1* вызывает изгибы траектории движения дернин в зоне *M2a*. Другая граница преобразующей зоны и зоны понижения имеет несогласное перемещение дернин. Это несогласие вызывает в зоне *M2* нарушения в траектории движения дернин в виде завихрений, поэтому мы условно выделяем подзону *M2b*. В дальнейшем обе подзоны будут упоминаться нами как одна — *M2*.

Дернины понижения микрорельефа обладают минимальной плотностью мохового покрова. Это зона с повышенным увлажнением и преобладанием линейного прироста особей мха (в данном случае *S. cuspidatum*) над общей продуктивностью дернины. В результате дернины понижения обладают минимальной морфологической устойчивостью. Однако большая зависимость от условий среды делает возможными, при колебаниях уровня воды, их всплывание над поверхностью зоны *M2*, ее некоторое сминание и перекрытие в смежной области.

В апреле сфагновый покров разуплотнен, особенно в зоне *M3*. Между головками мха видны просветы. Весенние траектории и структура дернин слегка нарушены промерзанием деятельного слоя болота. Поверхность сглажена (рис. 4). В мае поверхность деформировалась — частично оседала при повышении уровня воды, частично приподнималась. Роста мхов не наблюдалось. Зона *M1* не изменилась. В конце мая с понижением уровня воды центральная часть *M3* понизилась на 5 см, контур зоны стал четким. Зона *M2b* понизилась на 2 см. Остальные части не изменились. Морфологическая обусловленность зон достаточно яркая. В июне поверхность площадки значительно деформировалась в связи с ростом мха в вертикальном направлении (стебли и листья трав уменьшили свой наклон). Поверхность дернин плотная и упругая в связи со значительным понижением уровня воды. Зоны *M1* и *M2a* по-прежнему не изменили своего положения. К началу июля горизонтали приобрели вид резко ломаных линий. Подъем уровня воды в конце июля вызвал повышение уровня поверхности зон *M3* на 4 см, *M2* на 2 см, а положение *M1* не изменилось. Увеличивается давление на стебли и листья трав — стебли мхов начинают наклоняться. Горизонтали поверхности становятся плавными. В августе при понижении уровня воды поверхность площадки практически не изменила своего по-

ложения. В конце августа уровень воды поднялся на 9 см. Вода видна между головками мха. Все зоны кроме *M3* приподнялись на 1.5 см. А во второй половине сентября при повышении уровня воды на 2.5 см *M3* поднялась на 5 см, *M2b* — на 2.5 см, а остальные не изменились. В понижении появилась открытая поверхность воды. Произошло полное выполаживание стеблей мха; наклон трав максимальный. Выраженность морфодинамических зон максимальная. В октябре увеличение уровня воды на 1 см вызвало поднятие всей площадки на 1 см. Рисунок поверхности немного расплылся.

Зона *M1* отличается наибольшей устойчивостью во времени и как бы соответствует «жестким столбам» торфяной залежи, являясь ее опорой. На поверхности эти зоны контролируют перемещение динамичных дернин, вызывая изгиб траектории движения подобно дифракции волн. Важной особенностью зоны *M2a* является ее способность к устойчивому перемещению. Эта зона может быть замкнутой или нет. Дернины этой зоны, обладая повышенной пластичностью, выходят за пределы «выработанного» ими контура и соединяются с подобными дернинами соседних микроформ. Аналогично может происходить разделение этой зоны, если на пути дернины встретится повышение микрорельефа. Этот признак мохового покрова можно сформулировать как явление дихотомичности или бифуркации. Суть его сводится к способности дернин раздваиваться и передавать импульс и направление своего движения смежным дернинам.

Исследование колебаний уровня воды и поверхности мохового покрова позволило установить, что колебания уровня воды на повышениях и понижениях микрорельефа синхронны, но отличаются по амплитуде. В целом форма водной поверхности в болоте отчасти повторяет рельеф его поверхности. Поэтому каждая морфодинамическая зона имеет свою ритмику и амплитуду колебания в соответствии с неоднородностью торфяного субстрата. Колебания мохового покрова в разных зонах имеют сложный характер, предположительно отражающий положение уровня воды в данный момент и его изменение в течение всего теплого предшествующего периода. По поверхности всего болота амплитуда колебания уровня воды увеличивается от центра к периферии.

Перемещение дернин мха по поверхности, например, Локотенского болота в целом также имеет закономерный характер. Преобладание *Sphagnum magellanicum* приурочено к участкам дезорганизованного (отсутствие стрелок на рис. 5) перемещения дернин. На остальной площади *S. magellanicum* и *S. angustifolium* встречаются в разных соотношениях с небольшим попеременным преобладанием. В целом отметим общую траекторию единого перемещения дернин в плане массива, отражающую геофизическую и гидрофизическую неоднородность торфяного тела в целом. Эта неоднородность отражается в форме минерального ложа и границ массива в плане.

Обсуждение результатов

Исследования показали, что существует зональное по высоте развитие элементов микрорельефа верховых сфагновых болот. Выделенные зоны являются морфодинамическими. Они колеблются с различной амплитудой и не синхронно. В каждой зоне складывается своя стратегия поведения дернин, отвечающая характеру колебания субстрата.

Если колебание поверхности синхронно и максимально близко по амплитуде колебанию уровня воды, находящегося на уровне живой части дернины, то форми-

руется дернина *неустойчивого* движения. Если колебание уровня воды не оказывает значительного влияния на колебание поверхности либо это поверхность колеблется синхронно с колебанием уровня воды, но вода находится ниже живой части дернины, то у нее формируется *консервативное* движение с преобладанием вертикального роста мхов. В том случае, если колебание поверхности болота и уровня воды синхронное, но меньшее по амплитуде; формируется *устойчивое* перемещение дернин.

Зональное развитие элементов микрорельефа болот способствует процессам их саморегуляции и самоорганизации. Изменение гидрорежима меняет соотношение зон и как следствие развитие микрорельефа.

«Неподвижные» границы болотного массива способствуют появлению концентрической организации микроформ на поверхности болота. «Подвижные» границы, отражающие рост болотного массива в горизонтальном направлении, будут характеризовать появление на поверхности болота спиральных «волн» в виде однонаправленного перемещения дернин. Это связано с характером колебания торфяной залежи. Участки горизонтального роста болота обычно характеризуются повышенной увлажненностью и слабой дифференциацией поверхности. Поэтому для них свойственны высокая амплитуда колебаний поверхности и поясное (зональное) распределение условий местообитания растений. В совокупности эти факторы создают основу для формирования однонаправленного движения моховых дернин на поверхности болота. Независимо от масштаба исследования перемещения сфагновых дернин у них сохраняется стратегия поведения — «избегание» при горизонтальном движении как переувлажненных участков болота, так и чрезмерно дренированных. Поэтому в целом движение мохового покрова отвечает градиенту влажности, частоте колебаний торфяной залежи и характерным перегибам минерального ложа (рис. 5), что подчеркивает целостность и самоорганизацию роста торфяного болота и его мохового покрова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипин В. К., Лопатин В. Д. Динамика сфагновых ценопопуляций южно-карельских аапа болот // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкция палеогеографических условий: Тез. докл. Таллин, 1989. С. 12—14.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Закономерности формирования сфагновых болот верхового типа (на примере Полистово-Ловатской болотной системы). Л., 1969. 186 с.

Воробьев П. К. Исследование физических характеристик деятельного горизонта неосушенных болот // Тр. ГГИ. Л., 1965. Вып. 126. С. 65—96.

Герасимов А. Д. Материалы по изучению растительного покрова на верховом болоте // Тр. Инсторфа. 1928. Вып. 1. С. 133—174.

Илометц М. А. Изучение динамики прироста сфагнума и сфагнового торфа в целях стратиграфического расчленения торфяной залежи: Автореф. дис. ... канд. г.-м. наук. Таллин, 1981. 21 с.

Конойко М. А. Методика и результаты исследований грядово-мочажинного комплекса // Структура и развитие болотных экосистем и реконструкция палеогеографических условий. Таллин. 1989. С. 75—80.

Кощеев А. Л. Заболачивание сплошных лесосек на песчаных почвах // Тр. Ин-та леса. 1953. Т. XIII. С. 10—50.

Кудряшов В. В. Торфяник как растущее тело. 1 // Вестн. торфяного дела. 1929. № 1. С. 29—48, № 2. С. 22—37.

Кузьмин Г. Ф. Развитие олиготрофных болотных систем и перспективы их использования: Автореф. дис. ... канд. географ. н. Л., 1980. 21 с.

Лопатин В. Д. Методика пересадки и результаты наблюдений над пересадками сфагновых дернин на верховом болоте // Докл. АН СССР. Л., 1954. С. 289—293.

Панов В. В. Об организации болотных морфосистем на основе стереофотограмметрического метода наблюдений // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Тр. 11-го Всес. семин.-экскур. болотоведов. Л., 1991. С. 100—103.

Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. Определитель сфагновых мхов СССР. Л., 1968. 111 с.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернин сфагновых мхов // Бот. журн. 1977. Т. 52. № 9. С. 1269—1272.

Солоневич Н. Г. К биологии сфагновых мхов // Бот журн. 1966. Т. 51. № 9. С. 1297—1302.

SYMMARY

This paper deals with observations of the movement of sphagnum «mat» on a bog, using close-distance aerophotos and monitoring the water level in 7 plots (size 1.5 × 1.5 m) in Tver Region. We have received the true evidence of fluctuations of sphagnum moss cover and of their directions. These structuring strongly depends of hydrological regime of a mire. As a result the changes in microrelief structures take place in bogs.

УДК 581.143.522

© А. Г. Юсуфов

СПЕЦИФИЧНОСТЬ РЕГЕНЕРАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ И ОТВЕТА НА СОЛЕВОЙ СТРЕСС У РАЗЛИЧНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

A. G. YUSUFOV. SPECIFICITY OF REGENERATION ABILITY AND RESPONSE TO SALT STRESS IN DIFFERENT PLANT ORGANS

Дагестанский государственный университет, биологический факультет
367025 Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а
Факс (872-2) 682326
Поступила 22.09.2004
Окончательный вариант получен 05.07.2005

Двудольные растения образуют количественно повторяющиеся метамерные и качественно специфические органы и структуры, отличающиеся друг от друга пространственно-временными параметрами закладки, морфологически и функционально. Такая дифференциация органов и структур на побеге сочетается с возникновением различий в их специализации, старении, продолжительности жизни, устойчивости к стрессам и реализации процессов регенерации. Рассмотрены предпосылки возникновения и онтогенетические последствия дифференциации побега на органы и метамеры у двудольных.

Ключевые слова: дифференциация побега, продолжительность жизни (ПЖ), процессы регенерации, устойчивость органов и структур, двудольные.

Организм выступает как целое в индивидуальном и историческом развитии, несмотря на то что состоит из различных по уровню специализации органов (Шмальгаузен, 1982). Влияние направления дифференциации и специализации органов побега на их жизнеспособность в интактном и изолированном состоянии у растений не изучено. Обсуждение этого вопроса входит в задачи сообщения.

В работе анализируются изолированные органы и структуры (лист, семядоля, гипокотиль), а также экспланты побега, черешка, усиков и структур цветка по показателям выживаемости, устойчивости к засолению среды, продолжительности жизни (ПЖ) и индивидуальности (способности к регенерации) у двудольных. Эти особенности в совокупности позволяют судить о последствиях дифференциации органов и структур. Не касаясь конкретных механизмов, определяющих различия в жизнеспособности органов и структур двудольных, дифференциация побега рассмотрена в связи с повышением устойчивости индивидуума.

Процессы регенерации у изолированных органов и структур

Потенции к регенерации у растений универсальны, хотя виды и органы различаются между собой по формам и темпам их реализации (Кренке, 1950; Юсуфов, 1982). Природа этих различий у растений еще не выяснена. Однако их наличие продемонстрировано на примере изучения изолированных листьев у многих растений:

Veronica arvensis L., *Lepidium perfoliatum* L., *Arabidopsis thaliana* (L.) *Heynh.*, *Begonia rex* Putz, *B. metalica* W. G. Smidt, *B. nelumbifolia* Chum et Schlecht, *Cannabis sativa* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Nicotiana tabacum* L., *Ricinus communis* L., *Phlox paniculata* L., и др. (Юсуфов, 1982).

Выявлена неодинаковая регенерационная способность листа у растений. В наших опытах по регенерационной способности различались даже высечки листовой пластинки у видов бегоний *in vitro*. Так, на среде с кинетином отмечено образование почек на эксплантах листовой пластинки у *B. rex* и *B. nelumbifolia*, тогда как у *B. metalica* — образование только корней. В других опытах с изолированными семядолями обнаружены различия у сортов табака по развитию каллуса и корней. Наиболее регенерационно активными оказались семядоли сорта Токадо-ха, которые формировали и корни и почки. Семядоли сортов Самсунг 27 и Трапенозд 93 образовали только корни. Из 9 линий арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana*) только высечки листьев у Petergof, En-1 и BP 4/1 формировали корни, а у остальных линий — только слаборазвитый каллус.

На примере стеблевых черенков сортов ряда растений (Тарасенко, 1967; Юсуфов, 1982), листьев у видов *Eleutherococcus* (Döring et al., 2003), а также эксплантов разных растений *in vitro* (Msikita, Skrivin, 1989; Zao Cong-Man et al., 1995; Zhon et al., 1989) обнаружены существенные различия в регенерации. Они проявляются также у черенков и эксплантов реципрокных гибридов между сортами и формами ряда культур (Neermann, 1931; Kester, Sartori, 1966; Сукачев, 1936; Козырева, 1980; Саляев и др., 1997; Лутова и др., 2000). У многих двудольных регенерационная активность стеблевых черенков выражена лучше, когда побеги находятся в зеленой и полуодревесневшей фазе (Тарасенко, 1967; Фаустов, 1987; Орлов, 1993), тогда как у части растений в этом отношении выделяются листья (Юсуфов, 1982).

На примере межсортовых и межвидовых гибридов пшеницы описаны различия в морфогенезе в культуре *in vitro* пыльников у потомства от реципрокных скрещиваний. В целом же гибриды F_1 во всех комбинациях проявляли большую активность к морфогенезу изолированных пыльников (Орлов и др., 1997). На примере микроразмножения ряда растений показано наличие наследственно детерминированных различий в реализации процессов регенерации (Будаговский и др., 1997; Орлов и др., 1997; Пахомова и др., 1997). У мутантов арабидопсиса показана связь способности к каллусо- и органогенезу у культивируемых *in vitro* клеток с активностью генов, определяющих и поддерживающих меристематическое состояние, уровень гормонов и пороговую чувствительность к ним (Ежова, 2003), тогда как у сортов картофеля — со спектрами легкорастворимых белков (Фоменко и др., 2003), а у видов *Rubus* — с числом хромосом в соматических клетках (Яцына, Концевая, 2003).

Приведенные данные свидетельствуют о сложности механизмов реализации процессов регенерации у растений. В пределах индивидуума они связаны с различиями в направлении дифференциации органов и даже клеток эпидермиса (Bigot, 1976). Известно, что дифференциация органов у индивидуума сопровождается экспрессией разных генов в их клетках (Лутова и др., 2000). По этим причинам трудно найти идеальное растение, у которого все структуры проявляли бы одинаковые возможности к регенерации (Кренке, 1950; Favard, 1963).

Не зависит ли это от характера специализации органов и структур в пределах индивидуума? Методические трудности в изучении этого вопроса состоят в отсутствии универсальных подходов для оценки уровня специализации разных органов и структур в пределах побега у двудольных. В развитии клеток это обусловлено их разными дифференциацией и специализацией. Применительно к другим струк-

ТАБЛИЦА 1

Способность к каллусо- (1) и корнеобразованию (2) у эксплантов разных структур *in vitro*

Эксплантны структур	Виноград		Томаты		Шиповник	
	1	2	1	2	1	2
Стебель	++++	+++	++++	+++	+++	++
Черешок	+++	++	+++	++	++	+
Пластинка листа	++	+	+++	++	+	0
Усики	+	0	—	—	—	—
Семядоля	+	+	++	+	—	—
Цветоножка	+	0	+	+	+	0
Чашелистики	—	—	+	0	0	0
Лепестки	—	—	+	—	0	0

Примечание. 0 — нет пролиферации, «—» — опыт не проводился, число +, ++, +++, ++++ — степень проявления процессов каллусо-корнеобразования.

турам и органам об этом чаще всего судят исходя из особенностей их приспособления, метаболизма, значимости и специфики старения в онтогенезе.

У большого числа видов растений сравнительные данные об изменении способности к регенерации разных органов отсутствуют. Отсюда и трудно судить о реализации процессов регенерации в связи со специализацией структур. Однако на примере укоренения стеблевых и листовых черенков показано, что травянистые формы в этом отношении обладают преимуществом над другими жизненными формами (Юсуфов, 1982; Фаустов, 1987). Чаще всего одревеснение и мощное развитие механических тканей побега сочетаются с ослаблением потенций к регенерации растений (Орлов, 1993). Однако такую корреляцию не всегда удается проследить у видов и форм в пределах даже семейств.

Различна активность регенерации разных структур в пределах индивидуума. Так, она характерна для процессов каллусо- и корнеобразования эксплантов гипокотиля, пластинки листа и семядолей *in vitro* у сортов табака и томатов (Юсуфов, 1982). Об этом же свидетельствуют эксперименты по культивированию разных эксплантов *Vitis vinifera* L. (сорт Кизлярский черный), *Rubus caesius* L., *R. idaeus* L., томатов (сорт Краснодарский) на среде Уайта с добавлением ИУК: БАП (2 : 1). При этом с повышением специализации у разных структурных образований наблюдается падение потенций к регенерации их эксплантов (табл. 1).

Заметим, что разные органы у растений различаются по особенностям строения и темпам старения. Это можно наблюдать даже в пределах цветка (Mayak, Halevy, 1980; Rao, 1983). Поэтому сравнение разных органов и их метамеров в пределах побега одного и того же индивидуума весьма условно, так как на филогенетические последствия специализации накладываются и онтогенетические (ярусные и возрастные) факторы, ограничивающие их жизнеспособность.

Возрастные изменения в регенерации органов как результат их специализации

Возрастной контроль в регенерации давно служит предметом изучения у растений. Нередко влияние возрастных изменений у отрезков корней, побегов и листьев выражается в преобразованиях в физиологическом и структурном их состоянии. По этой причине трудно выявить связь процессов их регенерации только с опреде-

ТАБЛИЦА 2

Влияние возраста семядолей огурцов (1) и тыквы (2) на их ризогенез и ПЖ

Возраст семядолей, сут	Корнеобразование				Средняя ПЖ, сут	
	начало, сут		укореняемость, %			
	1	2	1	2	1	2
1	6	5	92.0	65.0	49.7	26.3
5	8	6	30.0	63.3	45.0	14.0
15	10	8	11.0	16.3	38.0	13.0

ленными особенностями. Тем не менее возрастные изменения определяют «качественную специфику реакции на разных ступенях зрелости материалов» (Шмальгаузен, 1982, с. 60), что связано с сужением функциональных и структурных возможностей дальнейших изменений органов и организма в целом. Листья, семядоли и цветки, отличающиеся быстрыми темпами старения в интактном состоянии и меньшими преобразованиями в проводящей системе с возрастом, более удобны для выяснения роли возраста в процессах регенерации. У них легко изучить изменения в регенерации, связанные с «онтогенетической» специализацией, сопровождающейся падением функциональной активности.

Такие возрастные физиологические изменения у изолированных листьев сопровождаются резким падением активности к регенерации (Юсуфов, 1982, 1988). Однако у листьев разных растений описаны различия в оптимальном возрастном состоянии для реализации этапов регенерации, что объясняется неодинаковой продолжительностью их функциональной активности. Чем короче ПЖ листьев в интактном состоянии, тем заметнее меняются их физиологическое состояние и активность процессов регенерации с возрастом. Это особенно резко проявляется при низких исходных наследственных потенциях к регенерации у растений. При этом только предобработка регуляторами роста изолированных листьев приводит к усилению процессов их регенерации по мере старения листьев и растений. Такое явление характерно для листьев одного срока закладки по этапам их развития, и листьев разных ярусов на побеге. Из-за ослабления синтетической деятельности листьев с возрастом меняется и ПЖ даже после их укоренения.

Несколько менее изучена ПЖ изолированных семядолей после развития корней. Интактные и изолированные семядоли у культурных тыквенных завершают рост в течение 5—10 сут после выноса на поверхность, затем он практически мало меняется (Омарова, 2002). Проявление потенций к регенерации и сроки жизни изолированных семядолей тем не менее меняются с их возрастом, особенно при культивировании в условиях засоления среды. С возрастом у семядолей огурца и тыквы активность к регенерации падает и сокращается ПЖ (табл. 2).

ПЖ укорененных семядолей падает по мере нарастания их интактного периода. Однако, если каждый раз к ПЖ укорененных семядолей прибавить их интактные сроки, то получатся примерно одинаковые величины, соответствующие ПЖ того же вида тыквенных.

Устойчивость эксплантов разных органов и структур к засолению среды

Одним из показателей жизнеспособности растений и органов при культивировании в экстремальных условиях служит их устойчивость, проявляющаяся в степени повреждений, сокращении ПЖ, задержке процессов роста и регенерации.

ТАБЛИЦА 3

Состояние эксплантов разных структур у фасоли (А) и баклажана (Б) на 44-е сутки культивирования *in vitro* на питательной среде с NaCl

Экспланты и варианты культивирования		Выживаемость, %		Каллусообразование, %	
		А	Б	А	Б
Гипокотиль	1	100	60 ± 11	95 ± 10	63 ± 11
	2	100	55 ± 8	85 ± 10	55 ± 10
	3	50 ± 9	20 ± 9	71 ± 10	0
Семядоля	1	40 ± 10	95 ± 5	66 ± 9	75 ± 10
	2	10 ± 6	80 ± 5	13 ± 1	70 ± 10
	3	13 ± 7	41 ± 11	23 ± 5	50 ± 10
Пластинка листа	1	70 ± 5	100	75 ± 10	86 ± 8
	2	70 ± 9	100	30 ± 7	86 ± 10
	3	27 ± 9	100	18 ± 5	85 ± 5

Примечание. Варианты культивирования на среде Мурасиге—Скуга: 1 — ИМК : БАП (0.5 : 2.5 мг/л); 2, 3 — с добавлением к среде регуляторов и NaCl 0.5 и 1 %.

Отрицательное влияние таких условий неодинаково для органов в пределах побега. Если в интактном состоянии фактором устойчивости у органов и структур служат показатели задержки их роста, некрозов и отмирания, то в изолированном — еще и способность к регенерации и сроки жизни после действия стрессов. В изолированной культуре все органы и структуры более чувствительны даже к небольшим перепадам оптимальных условий, у них повышается пороговая реакция к стрессам. Это подтверждается данными выживаемости и каллусообразования эксплантов разных структур *Phaseolus vulgaris* L. (сорта Сакс) и *Solanum melongena* L. (сорта Алмаз), культивируемых *in vitro* на среде Мурасиге-Скуга (табл. 3).

Аналогичная картина отмечена и у гипокотильных черенков с семядолями и без них, стеблевых черенков с листьями и без них, изолированных листьев с черешками и без черешков у фасоли и баклажана в условиях засоления среды (Юсуфов, Алиева, 2002; Магомедова и др., 2003). Чем проще организация изолированных структур, тем выше оказалась их чувствительность к засолению среды культивирования. Это же видно и на примере сравнения структур *Solanum melongena* и *Gleditschia triacanthos* L. (табл. 4).

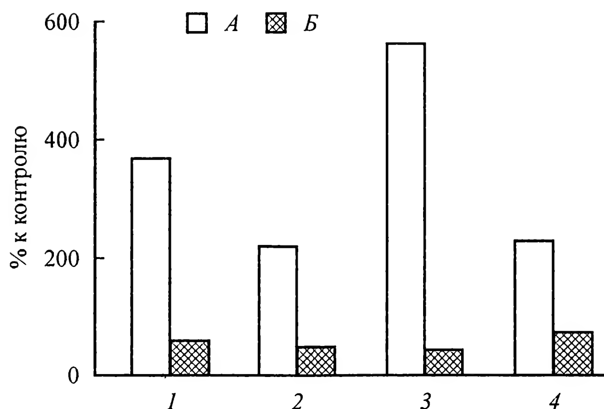
По мере специализации органов в пределах индивидуума возрастает их чувствительность к солевому стрессу. Это особенно наглядно видно при сравнении пороговых доз чувствительности у изолированных побегов, листьев, семядолей и

ТАБЛИЦА 4

Пороговые дозы чувствительности к засолению изолированных структур баклажана (А) и гледичии (Б) при культивировании в растворах NaCl (мМ)

Объекты и варианты опыта		Летальная концентрация, мМ	Уровень ингибирования ризогенеза, мМ	
			слабый	полный
А	1	40	20	30
	3	40	20	30
	4	30	10	20
Б	1	50	10	20
	2	50	5	10

Примечание. Варианты опыта — гипокотильные черенки с семядолями (1) и без них (2), стеблевые черенки с листьями (3) и изолированные листья (4).



Содержание пролина (5 сут) в пластинке интактных (*А*) и изолированных (*Б*) семядолей у *Cucumis sativa* L. при культивировании на засолении.

За 100 % взят контроль — вода. Варианты опытов: Na_2SO_4 (*1*) и $MgSO_4$ (*2*) (1 mM), $CuSO_4$ (*3*) и $ZnSO_4$ (*4*) (0.1 mM).

цветков к растворам солей. Летальные дозы засоления для изолированных цветков оказываются на несколько порядков ниже, чем для корней, побегов и листьев у многих растений (Магомедова, 2003).

Для оценки пороговой чувствительности изолированных структур к стрессам имеет значение изучение накопления пролина и изменений соотношения ионов в их тканях. Сказанное тем более представляет интерес с учетом проекторной роли пролина (Greenway, Munns, 1980; Шевякова и др., 1998) и оценки уровня летальных доз накопления ионов для разных структур (Алиева, 2001; Магомедова и др., 2003). При культивировании гипокотильных черенков фасоли и огурцов в растворах солей отмечено, что ткани самого гипокотиля содержат больше пролина и ионов, чем интактные их листья (Юсуфов, Алиева, 2002).

Однако уровень накопления пролина в интактных и изолированных семядолях при выращивании их в растворах солей меняется по сравнению с контролем — водой (см. рисунок). Так, у изолированных семядолей он мало зависит от культивирования в растворах солей. С повышением сложности организации изолированных структур меняется и содержание ионов натрия в них, а также их соотношение с ионами кальция и калия (Алиева, 2001; Магомедова и др., 2003).

Обсуждение

Ограниченность материала по отдельным объектам не позволяет делать широкие обобщения. Однако при сопоставлении его с данными литературы можно отметить наличие некоторых тенденций влияния дифференциации индивидуума и направления специализации органов на их жизнеспособность и устойчивость. Дифференциация индивидуума неодинакова у растений разных жизненных форм. В этом отношении деревья, кустарники и многолетние травы с длинной ПЖ и сложной расчлененностью индивидуума отличаются от одно- и двулетников и эфемеров. Роль дифференциации индивидуума в эволюции возрастает по мере его интеграции (Шмальгаузен, 1982), о чем можно судить по уровню организации онтогенеза — способность его постоянно сохранять свою специфику и зарегулированное число признаков (Беклемишев, 1964).

Уровень организации онтогенеза и целостности организма выше у эфемеров, одно-двулетних растений с короткой ПЖ и уплотнением дифференцировок индивидуума. Такие растения проявляют и высокие адаптационные возможности из-за быстрого обновления потомства (ускорение биологического времени), хотя по вегетативной подвижности уступают растениям других жизненных форм. Возрастные изменения в регенерации органов сильнее выражены у растений с быстрыми темпами развития и при усилении целостности индивидуума. Однако у индивидуумов разных жизненных форм также наблюдается специализация органов, усиление которой сопровождается снижением их жизнеспособности и возникновением функциональных ограничений. Это и ведет к повышению их чувствительности к стрессам из-за изменения «пороговых уровней реактивности тканей» (Шмальгаузен, 1982, с. 323).

Индивидуумы у двудольных отличаются постепенным нарастанием сложности их организации в ходе развития. Структуры метамерной серии, заложившиеся в разных пространственно-временны́х параметрах, характеризуются неодинаковыми темпами старения, потенциями к регенерации и уровнем устойчивости к стрессам, что сопровождается изменением их жизнеспособности в интактном и изолированном состоянии (табл. 2). Так, у изолированных семядолей и листьев даже после укоренения ПЖ складывается с учетом интактного периода их существования, т. е. в целом генетически детерминирована. Условия культивирования и экзогенное введение регуляторов роста вносят изменения в эндогенный контроль жизнеспособности укорененных семядолей и листьев в пределах генетически детерминированных для каждого объекта и уровня специализации органов (Юсуфов, 1988; Магомедова, 2003). Поэтому по реакции отдельно взятой структуры на разные воздействия нельзя судить о растении в целом (Юсуфов, Алиева, 2002). Об этом свидетельствуют и данные разной устойчивости органов к засолению и накопления в них неодинакового уровня катионов при культивировании в растворах NaCl (табл. 4, см. рисунок).

Пороговая чувствительность органов также зависит от их взаимодействия в системе с другими структурами. Так, у отрезков гипокотилей и эпикотилей с листьями и семядолями и без них чувствительность к солевому стрессу неодинакова. Точно также листовые пластинки с черешками и без них обнаруживают различия в чувствительности к солевому стрессу (Юсуфов, Алиева, 2002). Простая организация регулирующих механизмов у растений (Шмальгаузен, 1982) и особенно при еще большем их упрощении у изолированных структур (табл. 3) сочетаются с повышением пороговой чувствительности к засолению среды. По этой же причине чувствительность отдельных биохимических процессов (Захарин, 1990) у изолированных клеток, тканей и органов (Керимов и др., 1993) обычно выше таковой целого индивидуума.

Дифференциация обычно сопровождается защитой чувствительных к стрессам молекулярных и субклеточных механизмов сложной системой регуляции в онтогенезе и поддержания гомеостаза индивидуума с участием разных органов и структур путем взаимодополнения своими барьерными и защитными функциями друг друга. Филогенетические направления специализации органов и структур обусловлены разной их значимостью для устойчивости индивидуума, что в онтогенезе отражается на жизнеспособности в интактном и изолированном состоянии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алиева З. М. Реакция отдельных органов растений на солевой стресс: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 21 с.

Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни // Бюлл. МОИП, отдел. биол. 1964. Т. 69. Вып. 2. С. 22—38.

Будаговский А. В., Евсеева Р. П., Муратова С. А. Применение голограммы дифференцированного органа для индукции морфогенеза в культуре каллусных тканей плодовых растений // Биология клеток растений *in vitro.* Биотехнология и сохранение генофонда. Тез. докл. VII Межд. конф. М., 1997. С. 79.

Ежова Т. А. Генетический контроль морфогенеза растительных клеток в культуре *in vitro* // The biology of plant cells *in vitro* and biotechnology. Abstr. Saratov, 2003. P. 97.

Захарин А. А. Особенности водно-солевого обмена растений при солевом стрессе // Агрохимия. 1990. № 8. С. 69—79.

Керимов Ф., Кузнецов В. В., Шамина З. Б. Организменный и клеточный уровни солеустойчивости двух сортов хлопчатника (133, ИНЭБР-85) // Физиол. раст. 1993. Т. 40. № 1. С. 128—131.

Козырева О. Г. Генетика признаков каллусообразования и корнеобразования у изолированных органов томатов и редиса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1980. 18 с.

Кренке Н. П. Регенерация растений. М.; Л., 1950. 657 с.

Лутова Л. А., Проворов Н. И., Тиходеев О. Н. Генетика развития растений. СПб., 2000. 538 с.

Магомедова М. А. Индивидуальность растений, жизнеспособность органов и структур в интактном и изолированном состоянии (Эколого-эволюционный подход): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Махачкала, 2003. 39 с.

Магомедова М. А., Юсуфов А. Г., Алиева З. М. Системный контроль регуляции жизнеспособности растений и накопления ионов натрия у структур при засолении среды (К проблеме эволюции онтогенеза растений) // Вест. Даг. научн. центра РАН. 2003. № 14. С. 46—53.

Омарова З. А. Эколого-морфологические особенности и жизнеспособность семядолей тыквенных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 2002. 24 с.

Орлов П. Н. Морфогенез придаточных корней у зеленых черенков двудольных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1993. 50 с.

Орлов П. А., Хотылева Л. В., Рыжков В. В. и др. Индукция морфогенетических процессов в культуре пыльников межвидовых и межсортовых гибридов пшеницы // Биология клеток растений *in vitro.* Биотехнология и сохранение генофонда. Тез. докл. VII Межд. конф. М., 1997. С. 143.

Пахомова А. В., Приходько В., Блюм Я. Б. Эмбриогенный потенциал сортов сои, районированных в Европе, Америке и на Дальнем Востоке // Биология клеток растений *in vitro.* Биотехнология и сохранение генофонда. Тез. докл. VII Межд. конф. М., 1997. С. 241.

Саляев Р. К., Суматова В. М., Линкевич С. В. Каллусогенез и морфогенез в культуре дикорастущих злаков // Биология клеток растений *in vitro.* Биотехнология и сохранение генофонда. Тез. докл. VII Межд. конф. М., 1997. С. 181.

Сукачев В. Н. Работы по селекции ивы // Лесное хозяйство. 1936. № 3. С. 24—36.

Тарасенко М. Т. Размножение растений зелеными черенками. М., 1967. 252 с.

Фаустов В. В. Регенерация и вегетативное размножение растений // Изв. ТСХА. 1987. Вып. 4. С. 137—160.

Фоменко Т. И., Кондрацкая И. П., Чумакова И. М. Характеристика регенерантов и сортов картофеля при длительном культивировании *in vitro* // The biology of plant cells *in vitro* and biotechnology. Abstr. Saratov, 2003. P. 103.

Шевякова Н. И., Ракитин Ю. В., Музычко Л. М., Кузнецов В. В. Стресс индуцируемая аккумуляция пролина в связи с солеустойчивостью интактных растений и изолированных клеток // Прикладная биохимия и микробиология. 1998. Т. 34. № 3. С. 320—325.

Шмальгаузен Н. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982. 382 с.

Юсуфов А. Г. Механизмы регенерации растений. Ростов-на-Дону, 1982. 173 с.

Юсуфов А. Г. Культура изолированных листьев. М., 1988. 102 с.

Юсуфов А. Г., Алиева З. М. Жизнеспособность растений и изолированных органов при засолении среды NaCl // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 4. С. 553—557.

Яцына А. А., Концевая И. И. Культура тканей трех видов рода *Rubus* // The biology of plant cells *in vitro* and biotechnology. Abstr. Saratov, 2003. P. 367.

Bigot C. Bourgeonnement *in vitro* à partir d'épiderme séparé de feuille *Bryophyllum daigremontianum* / Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 9. P. 852—867.

Döring M., Imholf S., Weber H. Ch., Ewald D. Propagation by leaf cuttings of *Eleutherococcus max* (*Araliaceae*) // J. Appl. Bot. 2003. Vol. 77. P. 57—60.

Favard A. Contributions à l'étude histologique et cytologique de la croissance et development des *Drosera* // Ann. Sci. Natur. Bot. et biol. végét. Sér. 12. 1963. T. 4. N 2. P. 342—362.

Greenway H., Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes // Annual Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 149—190.

Kester D. E., Sartori E. Rooting of cuttings in populations of peach (*Prunus persica* L.), almond (*Prunus amygdalus* Batsch) and their F_1 hybrid // Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci. 1966. Vol. 88. P. 219—223.

Mayak S., Halevy A. Flower senescence // Senescence in plants. Boca Raton, Floride, 1980. P. 132—136.
Msikita W., Skrivin R. M. In vitro regeneration from hypocotyls and seeding cotyledons of fronchuda (*Brassica oleracea*) // Plant cell, tissue and organ culture. 1989. Vol. 19. N 3. P. 159—165.
Neermann N. Artkreizungen bei *Begonia* // Gartenbauwiss. 1931. Bd 4. N 3. S. 182.
Rao G. N. Delaying of petal senescence in exised flowers of *Dombeya cayeuxii* by certain plant growth regulators // Indian J. Exp. Biol. 1983. Vol. 21. N 1. P. 47—48.
Zao Cong-Man, Bittichinch D. J., Halloran G. M., Whitecros M. J. Studies of cotyledon protoplast cultures from *Brassica napus*, *B. campetris* and *B. oleracea*. Callus formation and plant regeneration // Plant cell, tissue and organ culture. 1995. Vol. 40. N 1. P. 73—84.
Zhon X-C., Jones D. A., Karr A. In vitro plantlet formation in *Linum marginate* from cotyledons, hypocotyls, leaves, roots and protoplasts // Austral. J. Plant Physiol. 1989. Vol. 16. N 4. P. 315—320.

SUMMARY

The dicotyledons consist of repetitive metameric and qualitatively specific organs and structures, witch differ one from the other in spatial and temporal parameters of formation, morphology and functioning. The differentiation of organs and structures combines with difference in their specialization, ageing, lifespan, tolerance to stresses and in realization of regeneration processes. The evolutionary pre-conditions and ontogenetic consequencies of dicotyledon shoot differentiation into organs and metamerics are discussed.

СООБЩЕНИЯ

УДК 574.5 : 581 + 58 : 001.4

© А. Г. Лапиров

К ВОПРОСУ О ГИДРОБОТАНИЧЕСКОЙ ТЕРМИНОЛОГИИ

A. G. LAPIROV. THE HYDROBOTANICAL TERMINOLOGY REVISITED

Институт биологии внутренних вод РАН имени И. Д. Папанина
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
Факс (08547) 24042
E-mail: lapir@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 29.11.2004

Проводится критический анализ разногласий в трактовке основных терминов, встречающихся в гидроботанике.

Ключевые слова: гидроботаника, термины и понятия.

Вопрос о гидроботанической терминологии имеет давнюю историю. Так, еще в середине 1970-х годов И. М. Распопов отмечал, что «возросшее число печатных работ привело к дальнейшему увеличению количества терминов и понятий, применяемых авторами гидроботанических исследований. Назрела необходимость критически рассмотреть существующую терминологию, обсудить и рекомендовать основные понятия, которых желательно придерживаться...» (Распопов, 1977: 92). Обобщая терминологическую проблему, В. Г. Папченков отмечал, что в 1960-е и 1970-е годы среди основных проблем гидроботаники обозначилась «невероятная терминологическая путаница» (Папченков, 1995). Вопросы, связанные с унификацией терминологии гидроботаники, «кочевали» из резолюции в резолюцию от Первой Всесоюзной конференции по высшим водным и прибрежно-водным растениям, состоявшейся в пос. Борок в 1977 г. до последней — V Всероссийской конференции по водным растениям — «Гидроботаника-2000». Существенный сдвиг в этом вопросе произошел после того, как временная рабочая группа,[1] созданная по решению последней конференции, провела на Школе по гидроботанике (Борок, 8—12 апреля 2003 г.) специальное занятие по гидроботанической терминологии, а затем опубликовала для дальнейшего обсуждения проект основных гидроботанических понятий и сопутствующих им терминов (Папченков и др., 2003а, б). Понимая всю сложность и важность этой работы, при составлении проекта во главу угла нами были поставлены точность содержания терминов, отсутствие многозначности внутри гидроботанической терминологии, международное употребление термина и частота его использования в гидроботанике. Выбирая варианты определений, мы, безусловно, формулировали их согласно своим представлениям о сути рассматриваемого понятия. Однако при этом мы старались бережно относиться к накопленному ранее материалу, вскрывающему смысл, вкладываемый различ-

[1] В состав группы вошли: д. б. н. В. Г. Папченков (ИБВВ РАН), к. б. н. А. В. Щербаков (МГУ) и автор настоящей статьи.

ными авторами в те или иные термины и понятия. Прежде всего, мы пытались достичь семантической точности, понимая, что «упорядоченная терминология должна дать двустороннее соответствие: зная термин, знаешь место в системе, зная место в системе, знаешь термин» (Юшманов, 1968; цит. по: Реформатский, 1996: 124). Под системой в данном случае мы понимаем комплекс терминов и понятий, входящих в состав гидроботаники — науки о растениях вод и процессах зарастания водоемов и водотоков. Анализ литературы показывает, что подавляющее большинство гидроботаников (в том числе и зарубежных) придерживается выбранной нами логики и базовых принципов, используемых при работе с терминологией.

Однако в последнее время появилась серия публикаций (Краснова, 1999, 2004; Кузьмичев, 1998, 2000а, б; Кузьмичев и др., 1992; Кузьмичев, Славгородский, 2004), с которыми невозможно согласиться.

Их критическому анализу посвящена настоящая статья.

Термины и понятия гидроботаники — различные точки зрения

В данном случае речь пойдет не только о понимании и трактовке вышеназванными авторами некоторых гидроботанических терминов, но и о сделанной ими попытке расчленить гидроботанику на отдельные самостоятельные научные дисциплины. Здесь имеются в виду представленные А. И. Кузьмичевым и некоторыми его учениками аргументы в пользу выделения «формирующейся научной дисциплины» — «**гидрофитологии**»,[2] «занимающейся изучением гидрофильных растений» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 5). При этом под гидрофитами они понимают «**сосудистые** гидрофильные растения, представленные на 95—97 % покрытосемянными (цветковыми)».

Исторически сложилось так, что на начальном этапе становления этой науки И. М. Распопов (1963: 453—454) тоже считал, что **гидроботаника** занимается именно «изучением **высших водных растений**...», а объектом исследования этой науки являются «водные растения[3] и образованные ими группировки, их связи с внешней средой (аут- и синэкология), их строение и внутренние взаимосвязи, их развитие в пространстве и во времени, а также их использование и преобразование». На Третьем делегатском съезде Всесоюзного ботанического общества (Ленинград, 1963 г.) эта трактовка была подвергнута острой критике со стороны Т. Г. Поповой, которая считала неправомерным ограничение гидроботаники лишь изучением высших водных растений. Т. Г. Попова писала: «...непонятно, почему автор [И. М. Распопов] из числа водных растений исключил растения других систематических групп — водоросли, водные грибы, водные мхи и лишайники. **Сомнительно, чтобы высшие водные растения были настолько характерны для водоемов (многие водоемы их не имеют), чтобы для их изучения создавать новый раздел ботанической науки**» (Попова, 1965: 113). Объектом гидроботаники Т. Г. Попова считает «растительность водоемов в ее группировках вне зависимости от систематического положения слагающих их видов и процессы, вызываемые их жизнедеятельностью — зарастание, самоочищение, „цветение" и т. п.» (Попова, 1965: 112).

---

[2] Здесь и далее выделение жирным шрифтом мое — А. Г. Лапирова.

[3] Как следует из предыдущего текста этой статьи, И. М. Распопов имел в виду **высшие** водные растения.

Уже через два года, по-видимому, еще раз критически оценив все за и против, И. М. Распопов находит решение вопроса об объекте изучения гидроботаники, понимая под ним «**водные макрофиты** и образованные ими группировки, их связи с внешней средой, строение и внутренние взаимосвязи, развитие в пространстве и времени, а также их использование и преобразование» (Распопов, 1965: 234). Термином «макрофиты» И. М. Распопов (1985: 14) обозначает «макроскопические растительные организмы вне зависимости от их систематического положения, установление родовой (видовой) принадлежности которых не требует применения оптических приборов с большим увеличением». Эта формулировка очень близка к определению Т. Г. Поповой (1965).

Ранее Ф. Гесснер (который, как считает И. М. Распопов (1963), впервые определил понятие «гидроботаника») писал, что в понятие «гидроботаника» необходимо «объединить все, что выявилось в отношениях между водным растением и его средой обитания» (Gessner, 1955: 2). Водными растениями немецкий исследователь обозначал в первом томе своей работы «...все растения независимо от степени их организации, чьей природной средой обитания является вода, когда они существуют в водной толще либо плавают на поверхности, либо погружены в нее» (Gessner, 1955: 2).[4]

Говоря о гесснеровском понимании объекта исследования гидроботаники, К. А. Кокин (1982: 3) пишет, что «правомерность такой трактовки очевидна...». Однако А. И. Кузьмичев (2000а), ссылаясь на специфичность и своеобразие мхов и водорослей и на то, что они «в состав гидрофлоры большинством исследователей не включаются», считает, что «включение столь разных систематических групп растений в один объект в настоящее время представляется искусственным» (с. 7). Более того, данный автор в своем отрицании пошел еще дальше, считая, например, что «морские макроводоросли представляют собой предмет и объект специальной научной дисциплины — промышленной альгологии со своими подходами и методами» (с. 7), хотя еще в 1983 г. известные исследователи морских растений К. М. Хайлов и В. П. Парчевский писали, что «морские водоросли рассматриваются в научной литературе с разных, одинаково важных точек зрения» (Хайлов, Парчевский, 1983: 14). Не выдерживает никакой критики и тот аргумент, что харовые водоросли «учитываются **только в том случае**, если исследователь имеет дело с водоемами так называемого „харового” типа» (Кузьмичев, 2000а: 7). Безусловно, когда харовые водоросли, как, например, в водоемах Северного Казахстана, занимают в составе водной ценофлоры второе место (Свириденко, 2000), не учитывать их невозможно. Однако опытные исследователи, хорошо знающие эту систематическую группу, приводят их и тогда, когда имеют дело не только с «харовыми водоемами» (Страздайте и др., 1977; Папченков, 2001). Более того, A. Langangen (1974) показал, что в Норвегии харовые водоросли характерны, кроме «харовых», для так называемых «рдестовых» и «лобелиевых» озер.

Кстати, А. И. Кузьмичев и А. В. Славгородский (2004) не совсем верно трактуют и гесснеровское понимание предмета исследования гидроботаники, считая, что немецкий исследователь трактовал его как «экологию всех водных растений на физиологической основе» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 9). По-видимому, они без ссылки на автора взяли за основу приведенное ранее К. А. Кокиным, якобы, вы-

---

[4] Справедливости ради следует отметить, что и И. М. Распопов (1963), и затем К. А. Кокин (1982) не совсем точно, хотя и близко к истинному смыслу, цитировали высказывания Ф. Гесснера (Gessner, 1955). Точный перевод показывает, что во вступлении (том 1) Ф. Гесснер трактовал термин «водные растения» в узком смысле слова и вслед за I. F. Schouw (1822, цит. по: Gessner, 1955) обозначал их как «гидрофиты». В таком объеме данный термин принимается и нами (Лапиров, 2003).

сказывание Ф. Гесснера, что «гидроботаника по существу это экология водных растений на физиологической основе» (Gessner, 1955, цит. по: Кокин, 1982: 3).[5]

По этому вопросу мы поддерживаем точку зрения И. М. Распопова, который считает, что «понятие „ гидроботаника" **сам Ф. Гесснер не ограничивает экологией водных растений** ... он понимает термин ..., скорее всего, в широком смысле (т. е. включает экологию, фитоценологию, географию растений, ботаническую географию)» (Распопов, 1963: 454). Более того, Ф. Гесснер пишет, что «во многих вопросах мы вторглись в разделы морфологии, чтобы упорядочить наши физиологические рассуждения, но это необходимо, поскольку физиология и морфология суть две стороны одной вещи...» (Gessner, 1955: 2).

Неубедительна попытка А. И. Кузьмичева и его последователей доказать необходимость выделения «гидрофитологии» с помощью историко-научного экскурса (Кузьмичев, Славгородский, 2004). Последний факт говорит лишь о том, что в течение длительного времени исследователи мало уделяли внимания макроводорослям, мхам, а также сосудистым споровым растениям при изучении водоемов и водотоков. И связано это было, на наш взгляд, не только с тем, что высшие водные растения были «на виду», а, скорее всего, с более слабой изученностью и сложностью исследования остальных групп растений (макроводорослей, мхов и т. п.).

Вместе с тем группировки этих растений очень важны, поскольку «низшие макрофиты ... в широком смысле служат дифференцирующей группой водных типов растительности при сравнении их с другими типами» (Свириденко, 2000: 59).

Кроме того, они играют важную роль во внутриводоемных процессах: так, харовые водоросли и водные мхи вместе с высшими водными растениями — основные активные продуценты автохтонного органического вещества в «макрофитных» водоемах (Покровская и др., 1983), а нитчатые водоросли, «становясь массовым компонентом погруженных литоральных фитоценозов, ... вступают в антагонистические отношения с ... погруженными макрофитами» (Покровская, 1977: 90).

При этом следует отметить, что год от года хоть и медленно, но интерес к «нецветковым» группам растений водоемов и водотоков возрастает. Так, если на Первой Всесоюзной конференции по высшим водным и прибрежно-водным растениям (Борок, 1977) было всего 3 работы, где **лишь упоминались** макроводоросли и водные папоротники, то на последней, V Всероссийской конференции по водным растениям (Борок, 2000) — уже 9 работ, которые **непосредственно были посвящены изучению водных мхов и макроводорослей.** Кроме того, в последнее время появились интересные обобщающие работы по отдельным видам водных мхов (*Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. — Чемерис, Бобров, 2003, см. также список литературы в этой статье), защищаются кандидатские диссертации по макрофитным водорослям (Куклин, 2002; Степаньян, 2003).

А. И. Кузьмичев и А. В. Славгородский утверждают, что «гидрофитология представляет пример дифференциации научного знания — характерной особенности развития современной науки» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 8).

[5] На самом деле точный перевод фразы Ф. Гесснера гласит: «Гидроботаника, таким образом, — это **труд** об экологии водных растений на физиологическом уровне» (Gessner, 1955: 4). Таким образом, во введении тома 1 немецкий исследователь давал не столько определение гидроботаники как науки, сколько, как следует из контекста, очерчивал тот круг вопросов, который он рассматривал. Исходя из этого, при употреблении слова «гидроботаника» имелось в виду не его терминологическое соответствие, а название книги. Это подтверждают и вторые подзаголовки обоих томов работ Ф. Гесснера — «физиологические основы распространения растений в воде» (Gessner, 1955, 1959). Том первый посвящен энергетическому балансу, второй — обмену веществ (именно так соответственно обозначены третьи подзаголовки книг).

Однако К. М. Хайлов и В. П. Парчевский справедливо отмечают, что «в развитии науки ...специализация знаний, все большее их разобщение», и чтобы избежать разъединения, необходимо «сложить из рассыпанной мозаики фактов целостную картину жизни растений и растительности, провести научный синтез» (Хайлов, Парчевский, 1983: 5).

Рассматривая гидроботаническую терминологию, мы отмечали, что «многообразие и неоднозначность толкования терминов и понятий — это один из острых вопросов гидроботаники, с которым эта молодая наука столкнулась еще в конце 1970-х годов и не смогла разрешить до сего времени» (Папченков и др., 2003а: 28). Кроме того, как ранее справедливо заметил А. Я. Шайкевич (1995: 150), «терминология обнаруживает ярко выраженную тенденцию к установлению строгого порядка, к точному разделению содержания терминов».[6] В качестве свойств терминологии естественных и точных наук данный автор указывал «1) точное определение содержания каждого термина, 2) отсутствие многозначности внутри данной терминологии, 3) прозрачность морфологической структуры, 4) отсутствие эмоциональной окраски» (Шайкевич, 1995: 152).

Этим принципам следовали и мы в своих предыдущих работах (Лапиров, 2002, 2003, Папченков и др., 2003а, б). Поэтому дальнейшее рассмотрение затронутой проблематики мы будем вести именно с этих позиций.

Ссылаясь на статью И. М. Распопова (1963), А. И. Кузьмичев (2000), а позднее он же с А. В. Славгородским (2004) ошибочно утверждают, что этот ученый **предложил называть сосудистые водные растения термином макрофиты .** В данной работе И. М. Распопова нет никакого упоминания об этом. Более того, в своих последующих статьях И. М. Распопов (1977, 1978, 1985) утверждал, что его определение термина «макрофиты» (см. выше) **не совсем корректно отождествлять с термином высшие водные растения** , поскольку **такое толкование все же не точно** (Распопов, 1985: 14). Справедливость подобного высказывания доказали и мы, рассматривая основные термины и понятия гидроботаники (Лапиров, 2002). Говоря о термине «макрофиты», А. И. Кузьмичев и А. В. Славгородский считают, что «он имеет узкий ареал хождения и чаще употребляется для дифференциации биологической продуктивности растительных организмов на „макрофитную" и „микрофитную" составляющие. Для языка гидрофитологии он чуждый и только его засоряет» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 10). Возможно, что для не существующей на настоящий момент науки «гидрофитологии» он и чуждый — такова точка зрения авторов и с этим мы не собираемся спорить. Что же касается «узкого ареала хождения» и прочих эпитетов, которым наделили этот термин вышеназванные исследователи, то и с этим утверждением трудно согласиться. Еще в 1985 г., отвечая К. А. Кокину, считающему термин «макрофиты» малоудачным (Кокин, 1982), И. М. Распопов писал, что «это понятие широко используется в лимнологии, и вряд ли стоит от него отказываться» (Распопов, 1985: 14). Такой же вывод делают и М. А. Кудряшов и А. П. Садчиков (2002: 2), поскольку термин «макрофиты» «широко используется в гидробиологии, лимнологии, гидроботанике подавляющим большинством отечественных и зарубежных специалистов». Кроме того, достаточно внимательно взглянуть на многочисленную отечественную и иностранную литературу по растениям водоемов и водотоков, чтобы убедиться, что этот термин надежно вошел в международную научную литературу (Волобаев, 1991; Дубына и др., 1993; Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., 1997; Капитонова, 1999;

---

[6] Лат. «terminus» означало «граница, межевой камень», ... самим названием подчеркивалось разграничение слов, уточнение их смысла (Шайкевич, 1995: 151).

Вейсберг, 1999, Тетерюк, 2003; Seddon, 1972; Cook et al., 1974; Whitton, Buckmaster, 1970; Westlake, 1973, 1975; Lachavanne, 1977; Taylor, Helwig, 1995; Demars, Harper, 1998; Haury, Aidara, 1999; Schutten, Davy, 2000; Raspopov, 2002, и мн. др.).[7]

Мы полностью согласны с А. И. Кузьмичевым и А. В. Славгородским, что раз термины являются языком науки и несут образовательную функцию, то и «требования, предъявляемые к ним, высокие» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 9). В связи с этим вызывает удивление принятие А. И. Кузьмичевым термина «центурион»,[8] используемого в статье А. Н. Красновой (2004).[9] Этот неуместный термин никакого отношения не только к гидрофитам, экофлоре и гидроботанике, но даже и в целом, к ботанике, не имеет. В так называемом «центурионе» предлагаются термины типа «толероундулатофиты», «толеростатитофилы» и т. п. Подобные сложные многокорневые термины будет чрезвычайно трудно применить (если подобное кто-нибудь и попытается сделать) в качестве названий соответствующих ступеней при классификации растительности (например: гигрофиты и класс формаций — гигрофитная растительность), не говоря уже о произношении и переводе на иностранные языки.

Не меньшее удивление вызывает терминология, используемая А. Н. Красновой в ее книге «Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы» (Краснова, 1999; научный редактор А. И. Кузьмичев). Так, например, к **полупогруженным** формам данный автор относит «растения, вегетативная и генеративная сфера которых располагается на поверхности воды» (Краснова, 1999: 26). Остается не ясным — что же располагается под водой, чтобы эта группа растений соответствовала данному названию. Вопросы вызывает и выделенный этим автором в системе экотопов водоемов центра Европейской России **экотоп** с названием «**заболоченные воды**» (Краснова, 1999: 35). Во-первых, это, на наш взгляд, неудачное название заимствовано А. Н. Красновой у И. Д. Богдановской-Гиенэф, которая, характеризуя облигатные гелофиты, писала, что это «виды, на протяжении своего ареала встречающиеся исключительно или почти исключительно на болотах, будь это заболоченные земли, заболоченные воды или торфяники...» (Богдановская-Гиенэф, 1946: 429). Таким образом, в данном контексте «заболоченные воды» — один из типов болот, хотя различные типы циркулирующих в биосфере вод (аллювиальные, жесткие и мягкие грунтовые, атмосферные) могут служить лишь «источником заболачивания суши» (Пьявченко, 1985: 21), а «одного лишь избытка поступающей влаги недостаточно для возникновения болота...» (Пьявченко, 1985: 6). Сама же И. Д. Богдановская-Гиенэф (1949) представляла болото как систему вода—растительность—торф. Она считала, что каждый из этих 3 элементов одинаково необходим, и только при их взаимодействии образуется, существует и развивается болото (Богдановская-Гиенэф, 1949). Во-вторых, «заболачивание — процесс, приводящий к образованию избыточно увлажненных земель и болот» (Чеботарев, 1964: 76), поэтому экотоп — «заболоченные прибрежья» (Краснова, 1999: 35) в отличие от «заболоченных вод» никаких возражений не вызывает.

К сожалению, в своей работе А. Н. Краснова (1999) не дает расшифровку понимания термина «заболоченные воды», тогда как смысл этого можно уяснить из ра-

---

[7] Для экономии места приводим лишь некоторые из известных работ.

[8] «Центурион» (лат. Centurio) — командир подразделения (центурии, манипулы) в древнеримском легионе (Большая Советская Энциклопедия, 1978; Новый энциклопедический словарь, 2001).

[9] Статья А. Н. Красновой (2004) напечатана в сборнике «Гидрофильный компонент в сравнительной флористике», где рассматривается «круг вопросов, связанных с использованием идей сравнительной флористики в изучении гидрофитов». Научным редактором этого сборника является А. И. Кузьмичев.

боты А. И. Кузьмичева и А. В. Славгородского (2004). Они понимают под этим «защищенные от ветра и волнения участки водоемов с надвигающимися сплавинами и интенсивным развитием погруженных и плавающих на поверхности воды растений» (с. 34). Под такое определение попадают, например, различные **заливы**, бухты, лагуны и т. п., имеющие подобный растительный комплекс. У всех у них один тип экотопа — защищенная (или затишная — термин по: Распопов, 1985) литораль. И этот тип был бы, на наш взгляд, более естественен, поскольку перед ним в классификации А. Н. Красновой (1999), а также А. И. Кузьмичева и А. В. Славгородского (2004) стоит экотоп «прибойная литораль ... открытые, подверженные волнобою участки литорали» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 34). К сожалению, при применении того или иного термина эти авторы не приводят серьезного анализа и четкой аргументации. Так, А. И. Кузьмичев и А. В. Славгородский (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 10; 35), используя выражения — «странная терминология» (с. 10), «некорректные обиходные термины» (с. 35), критикуют без ссылки на авторов и конкретные работы выражение «заходящие в воду береговые (околоводные) растения».[10] Именно понятие «заходящие в воду...» (а еще «выходящие из воды») вызвала столь бурную реакцию этих авторов. В качестве аргумента было выдвинуто положение, что «никто никуда не выходит и не заходит. Меняется тип экотопа, растения остаются на своих местах» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 10) или даже, что «растения — не животные организмы и заходить или выходить из воды не могут. Меняется тип экотопа» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 35). Безусловно, использованное нами выражение страдает некоторым антропоморфизмом, однако оно как нельзя лучше характеризует особенность гигрофитов, гигромезо- и мезофитов — способность расти на слабо обводненном и периодически обсыхающем грунте (Папченков, устное сообщение). Отсюда мы понимаем под такими растениями «береговые растения, **закономерно встречающиеся** на водопокрытом грунте» (Папченков и др., 2003а, б). И уж если быть абсолютно строгим, то и тип экотопа не меняется, поскольку для таких растений экотоп один — это мелководья с переменным уровнем обводнения. Кстати, в классификации экотопов у этих авторов присутствуют «**вышедшие** после спада воды прибрежья...» (Краснова, 1999: 34—35), с разными — песчаными, илистыми или илисто-торфянистыми грунтами. Несмотря на присутствующий здесь антропоморфизм, смысл подобного выражения вполне понятен.

Обсуждая объем гидрофильной флоры, А. Н. Краснова задает вопрос, «чего стоит, например, отнесение **к гидрофильным растениям** деревьев и кустарников. Некорректность подобного подхода со всей наглядностью проявляется при таксономическом анализе...» (Краснова, 1999: 5). К сожалению, из статьи этого автора неизвестно, кто, когда и какие деревья и кустарники отнес к **гидрофильным** растениям. Однако в связи с этим хорошо знакомо высказывание В. Н. Беклемишева (1956: 83), который считал «ивняки, встречающиеся, например, на внутрирусловых отмелях наших больших рек, ...скорее **земноводными формами**, нежели наземными...», [которые] «...часто начинают вегетировать до обнажения занятой ими полосы, а именно — с того момента, когда из воды выходят верхушки». Кроме того, ивы обычны на прибрежных отмелях рек, водохранилищ, озер, в дельтах крупных рек.

---

[10] Ссылки заменяются пространными выражениями: «отсюда порой странная терминология...» (статья А. И. Кузьмичева «основы гидрофитологии»; Кузьмичев, Славгородский, 2004: 10), «нередко в специальной литературе...» (Кузьмичев, Славгородский, 2004: 35). Хотя на самом деле речь идет о ряде известных работ (Папченков, Соловьева, 1995; Папченков, 2001, 2003; Папченков и др., 2003а, б; Лапиров, 2002), в которых данное выражение использовано для характеристики гигрофитов и гигромезо- и мезофитов.

Так М. Т. Таджитдинов и К. Н. Бутов (1972: 65) отмечали, что «ива в процессе зарастания играет особую роль. Молодые заросли ивняка отмечаются по всей территории молодой дельты [Аму-Дарьи]. В сообществе с тростником и другим разнотравьем ива образует своеобразные приморские луга....». Все это дало основание В. Г. Папченкову (2001: 41) «рассматривать ивы среди макрофитов водоемов и водотоков». Ранее он отнес ивы, которые часто обрамляют берега водоемов и водотоков Среднего Поволжья, к группе **древесных гигрофитов**, которые нередко произрастают в воде (Папченков, 1985).

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность заведующему Лабораторией высшей водной растительности ИБВВ РАН им. И. Д. Папанина В. Г. Папченкову и сотруднику той же лаборатории Л. И. Лисициной, а также И. М. Распопову (Институт озероведения РАН) за просмотр рукописи статьи и ценные замечания, признательность А. А. Боброву (ИБВВ) за помощь в подборе статей по макрофитам и участие в обсуждении некоторых положений моей работы. Благодарен также сотрудникам Лаборатории альгологии Л. Г. Корневой, И. Л. Пыриной (ИБВВ) за обсуждение вопросов, связанных с особенностями макрофитных водорослей и подбор соответствующей литературы. Я также признателен А. А. Лапирову за перевод с немецкого языка F. Gessner.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беклемишев В. Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова земли // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1956. Т. 7. С. 77—98.

Богдановская-Гиенэф И. Д. О происхождении флоры бореальных болот Евразии // Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. II. М.; Л., 1946. С. 425—469.

Богдановская-Гиенэф И. Д. О классификации болотных массивов // Вестн. ЛГУ. 1949. № 7. С. 55—61.

Большая Советская Энциклопедия. М., 1978. Т. 28. С. 529.

Вейсберг Е. И. Структура и динамика сообществ макрофитов озер Ильменского заповедника. Миасс, 1999. 121 с.

Волобаев П. А. Флора и экологические закономерности распространения водных макрофитов Кузнецкого Алатау: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 16 с.

Дубына Д. В., Сытник С. М., Тасенкевич Л. А. и др. Макрофиты — индикаторы изменения природной среды. Киев, 1993. 434 с.

Капитонова О. А. Особенности анатомо-морфологического строения вегетативных органов макрофитов (на примере листьев и фрондов) в условиях промышленного загрязнения среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ижевск, 1999. 19 с.

Кокин К. А. Экология высших водных растений. М., 1982. 158 с.

Краснова А. Н. Структура гидрофильной флоры техногенно трансформированных водоемов Северо-Двинской водной системы. Рыбинск, 1999. 200 с.

Краснова А. Н. Экофлора гидрофильного центуриона (опыт развернутого структурного анализа) // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск, 2004. С. 41—84.

Кудряшов М. А., Садчиков А. П. Введение в гидроботанику континентальных водоемов. Гидробиологические аспекты. М., 2002. 248 с.

Кузьмичев А. И. Актуальные проблемы гидроботаники // Тез. докл., представленных II (X) съезду Рус. бот. об-ва (26—19 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 2. СПб., 1998. С. 213.

Кузьмичев А. И. Тенденции развития гидроботаники в России // Биология внутренних вод. 2000а. № 4. С. 5—13.

Кузьмичев А. И. Гидроботаника в системе наук о растительном покрове // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидроботаника 2000». Тез. докл. Борок, 10—13 окт. 2000 г. Борок, 2000б. С. 168—169.

Кузьмичев А. И., Краснова А. Н., Карасева В. М. Высшие водные и прибрежноводные растения. Библиографический указатель. М., 1992. 207 с.

Кузьмичев А. И., Славгородский А. В. Развитие теорий и методов сравнительной флористики в изучении структуры гидрофильного компонента растительного покрова // Гидрофильный компонент в сравнительной флористике. Рыбинск, 2004. С. 5—40.

Куклин А. П. Экология макрофитных водорослей Восточного Забайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Уде, 2002. 19 с.

Лапиров А. Г. Основные термины и понятия гидроботаники // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 2. С. 113—119.

Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоемов // Гидроботаника: Методология и методы. Материалы школы по гидроботанике (пос. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 5—22.

Новый энциклопедический словарь. М., 2001. С. 1331.

Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8—13.

Папченков В. Г. Гидроботаника России сегодня // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 2—4.

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 200 с.

Папченков В. Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидроботаника: Методология и методы. Матер. школы по гидроботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 23—26.

Папченков В. Г., Соловьева В. В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 59—67.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидроботаника: Методология и методы. Матер. школы по гидроботанике (п. Борок, 8—12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003а. С. 27—38.

Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины. Рязань, 2003б. 20 с.

Покровская Т. Н. О продукционных отношениях нитчатых водорослей и погруженных макрофитов в антропогенно-евтрофирующем озере // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 89—91.

Покровская Т. Н., Миронова Н. Я., Шилькрот Г. С. Макрофитные озера и их евтрофирование. М., 1983. 152 с.

Попова Т. Г. О гидроботанике и ее связях с флористикой и систематикой водорослей // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л., 1965. С. 112—114.

Пьявченко Н. И. Торфяные болота (их природное и хозяйственное значение). М., 1985. 152 с.

Распопов И. М. Об основных понятиях и направлениях гидроботаники в Советском Союзе // Успехи современной биологии. 1963. Т. 55. Вып. 3. С. 453—464.

Распопов И. М. Важнейшие задачи советской гидроботаники // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л., 1965. С. 234—236.

Распопов И. М. Макрофиты, высшие водные растения (основные понятия) // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 91—94.

Распопов И. М. О некоторых понятиях гидроботаники // Гидробиол. журн. 1978. Вып. 14. № 3. С. 20—26.

Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.

Реформатский А. А. Введение в языковедение. М., 1996. 536 с.

Свириденко Б. Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск, 2000. 196 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В. Экология гидромакрофитов Северного Казахстана // Уч. зап. биол. фак. ОмГПУ. Экспериментальная биология. Экология. Методика преподавания биологии. Хроника. Памятные даты. Омск, 1997. Вып. 2. Ч. 2. С. 82—110.

Степаньян О. В. Морфо-функциональные перестройки у водорослей-макрофитов Баренцева моря под воздействием нефти и нефтепродуктов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск, 2003. 29 с.

Страздайте Ю. Ю., Тамошюнайте В. В., Трайнаускайте И. И. Распределение хорологических групп видов в озерах разной степени зарастания // Первая Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977. С. 29—31.

Таджитдинов М. Т., Бутов К. Н. Смена растительных сообществ в зарастающих водоемах дельты Аму-Дарьи // Экология. 1972. № 2. С. 64—68.

Тетерюк Б. Ю. Флора и растительность макрофитов озера Синдор // Науч. докл. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2003. Вып. 454. 33 с.

Хайлов К. М., Парчевский В. П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев, 1983. 256 с.

Чеботарев А. И. Гидрологический словарь. Л., 1964. 222 с.

Чемерис Е. В., Бобров А. А. К биологии и экологии *Fontinalis antipyretica* L. ex Hedw. (*Fontinaliaceae* Schimp.) в Ярославском Поволжье // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 1. С. 68—72.

Шайкевич А. Я. Введение в лингвистику. М., 1995. 304 с.

Cook C. D. K., Gut B. J., Rix E. M., Schneller J., Seitz M. Water plants of the world: A manual for identification of the genera of freshwater macrophytes. The Hague, 1974. 561 p.
Demars B. O. L., Harper D. M. The aquatic macrophytes of an English lowland river system: assessing response to nutrient enrichment // Hydrobiologia. 1998. Vol. 384. P. 75—88.
Gessner F. Hydrobotanic. Berlin, 1955. Bd I. 517 s.
Gessner F. Hydrobotanic. Berlin, 1959. Bd II. 701 s.
Haury J., Aidara L. G. Macrophyte cover and standing crop in the River Scorff and its tributaries (Brittany, northwestern France): scale, patterns and process // Hydrobiologia. 1999. Vol. 415. N 1. P. 109—115.
Lachavanne J. B. Contribution a l'etude des macrophytes du Leman // These. Univ. de Geneve. 1977. 77 p.
Langangen A. Ecology and distribution of Norwegian charophytes // Norw. J. Bot. 1974. Vol. 21. P. 31—52.
Raspopov I. M., Adamec L., Husak S. Influence of aquatic macrophytes on littoral zone habitats of the lake Ladoga, NW Russia // Preslia. 2002. Vol. 74. P. 315—321.
Seddon B. Aquatic macrophytes as limnological indicators // Freshwat. Biol. 1972. Vol. 2. P. 107—130.
Schutten J., Davy A. J. Predicting the hydraulic forces on submerged macrophytes from current velocity, biomass and morphology // Oecologia. 2000. Vol. 123. P. 445—452.
Taylor B. R., Helwig J. Submergent macrophytes in a cooling pond in Alberta, Canada // Aquat. Bot. 1995. Vol. 51. N 3—4. P. 243—257.
Westlake D. F. Aquatic macrophytes in rivers. A review // Pol. Arch. Hydrobiol. 1973. Vol. 20. N 1. P. 31—40.
Westlake D. F. Macrophytes. River Ecology. Oxford, 1975. P. 106—126.
Whitton B. A., Buckmaster R. C. Macrophytes of the River Wear // Naturalist, Hull. 1970. N 914. P. 97—116.

SUMMARY

Disagreements in using the basic hydrobotanical terms are critically analysed. A reply is given to the authors, which try to destroy not only the hydrobotanical terminology, but also the basis of the hydrobotany as a science.

УДК 582.26 + 581.9 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© С. И. Генкал,[1] Т. М. Михеева[2]

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CENTROPHYCEAE, BACILLARIOPHYTA*) РЕКИ НЕМАН И ЕЕ ПРИТОКОВ

S. I. GENKAL, T. M. MIKHEYEVA. MATERIALS ON THE FLORA OF DIATOM ALGAE (*CENTROPHYCEAE, BACILLARIOPHYTA*) OF THE NEMAN RIVER AND ITS TRIBUTARIES

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия
[2] Белорусский государственный университет, НИЛ гидроэкологии
220050 Минск, пр. Ф. Скорины, 4, Беларусь
Поступила 16.05.2005

Электронно-микроскопическое изучение диатомых фитопланктона р. Неман и ее притоков выявило 20 таксонов центрических диатомых, в том числе 1 вид и 2 формы, новые для флоры Белоруссии (*Stephanodiscus delicatus*, *S. invisitatus* f. *invisitatus*, *S. invisitatus* f. *hakanssoniae*). Для 5 притоков Немана приведены первые данные по составу *Centrophyceae*; для р. Неман впервые указывается 6 представителей этого класса. Наибольшее распространение и развитие в исследованных водотоках имеют представители рода *Stephanodiscus*.
Ключевые слова: *Centrophyceae*, флора, дополнения, Неман.

Центрические диатомовые составляют основу планктонных альгоценозов рек и обычно входят в состав доминирующих комплексов весной и осенью (Юлова, 1982; Науменко, 1985; Лабунская, 1995; Воробьева, 1997, и др.). В водоемах раз-

ного типа в Белоруссии зафиксировано около 50 видов, разновидностей и форм центрических водорослей в том числе в реках — 34 (Михеева, 1999). В р. Неман, которая впервые исследовалась на белорусском отрезке в августе 1975 г. и марте 1976 г., обнаружено всего 11 представителей *Centrophyceae*: *Thalassiosira* — 3, *Stephanodiscus* — 3, *Cyclotella* — 4, *Aulacoseira* — 1 (Михеева, 1999). Данные по притокам р. Неман отсутствуют, за исключением р. Березины, исследованной в период с сентября 2001 по июнь 2002 г. в пределах Березинского биосферного заповедника, выше и ниже г. Борисова, и трех ее левобережных притоков, т. е. притоков Немана второго порядка (р. Красногубка, Сергучский канал, р. Смоленка). За время этих исследований в составе фитопланктона р. Березины и ее притоков обнаружено 218 видов (227 таксонов) водорослей (Михеев, 2003; Михеева, Лукьянова, 2005), при этом 32.2 % приходится на долю диатомовых, среди которых выявлено, как и для р. Неман, только 11 видов центрических диатомых.

Материал и методы исследований

Материалом для статьи послужили пробы фитопланктона, собранные в поверхностном горизонте р. Неман и ее притоков (Вилия, Щара, Березина, Лебеда, Дитва, Зельвянка) недалеко от их впадения в р. Неман в августе 2003 г. и с мая по октябрь 2004 г. в ходе комплексных гидробиологических исследований.

Освобождение клеток от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-25S.

Для определения водорослей использовали современные систематические сводки (Диатомовые ... 1988, 1992; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Генкал, 1992).

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в р. Неман и его притоках обнаружено 20 таксонов центрических диатомовых водорослей (см. таблицу). Их краткие описания, комментарии и оригинальные микрофотографии приведены ниже.

**Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim. (табл. I, *1*). Створки диаметром 5.4—10.0 мкм, высотой 8.1—9.2 мкм, рядов ареол в 10 мкм 16—18, ареол в ряду 16—18 в 10 мкм.

Весной, в значительном количестве в реках Вилия и Зельвянка.

**A. granulata* (Ehr.) Sim. (табл. I, *2*). Створки диаметром 7—20 мкм, высотой 7.7—13.3 мкм, рядов ареол 10—14 в 10 мкм, ареол в ряду 7—14 в 10 мкм.

По литературным данным, число ареол в 10 мкм ряда не превышает 12 (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Диатомовые..., 1992), в нашем материале оно достигало 14 в 10 мкм. В водохранилищах Волги наблюдали створки, у которых от 9 до 16 ареол в 10 мкм ряда (Генкал, 1992).

A. subarctica (O. Müll.) Haworth (табл. I, *3*). Створки диаметром 4—6 мкм, высотой 11.4—14.5 мкм, рядов ареол 20—22 в 10 мкм, ареол в ряду 16—20 в 10 мкм.

**Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (табл. I, *4, 5*). Створки диаметром 9.5—22.8 мкм, штрихов 10—14 в 10 мкм.

Весной, в значительном количестве.

* Новый для флоры р. Неман таксон.

Видовой состав *Centrophyceae* в исследованных водотоках

Вид	Водотоки						
	Неман	Вилия	Щара	Березина	Лебеда	Дитва	Зельянка
Aulacoseira ambigua	+	+					+
A. granulata	+						
A. subarctica		+			+	+	+
Cyclostephanos dubius	+	+					
Cyclotella atomus	+						
C. comensis		+	+				
C. meneghiniana	+	+			+	+	
C. pseudostelligera	+	+					
C. radiosa	+	+	+			+	—
Melosira varians	+	+	+	+	+	+	
Stephanodiscus agassizensis		+					
S. binderanus						+	
S. delicatus	+	+					
S. hantzschii	+	+	+	+	+	+	+
S. invisitatus f. *invisitatus*	+	+					
S. invisitatus f. *hakanssoniae*	+						
S. makarovae	+	+					
S. minutulus	+	+	+	+	+	+	+
Thalassiosira pseudonana	+						
T. weissflogii		+					

Cyclotella atomus Hust. (табл. I, *6*, *7*). Створки диаметром 6.7—7.5 мкм, штрихов 20 в 10 мкм.

C. comensis Grun. (табл. I, *8*, *9*; II, *1*). Створки диаметром 6.7—13.6 мкм, штрихов 18—25 в 10 мкм.

В нашем материале встречалось два морфотипа: с тангентально-волнистым и плоским рельефом центрального поля створки. Сходные створки наблюдали также в озерах Белоруссии (Генкал, Михеева, в печати), Германии (Scheffler et al., 2003) и Италии (Scheffler, Morabito, 2003).

Для Белоруссии известны указания этого вида в эвтрофных озерах (Михеева, 1999), а также озерах Нарочь, Баторино и Мястро (Генкал, Михеева, в печати).

C. meneghiniana Kütz. (табл. II, *2*, *3*). Створки диаметром 10.0—28.8 мкм, штрихов 6—8 в 10 мкм.

Весной в значительном количестве в р. Неман.

C. pseudostelligera Hust. (табл. II, *4*, *5*). Створки диаметром 4.8—7.6 мкм, штрихов 20—25 в 10 мкм.

Весной в значительном количестве в р. Неман.

Есть указание на число штрихов в 10 мкм более 25 (Генкал, 1992).

C. radiosa (Grun.) Lemm. (табл. II, *6*, *7*). Створки диаметром 15.0—23.6 мкм, штрихов 16—18 в 10 мкм.

**Melosira varians* Ag. (табл. II, *8*). Створки диаметром 15.7—19.3 мкм, высотой 7—10 мкм.

Весной в значительном количестве в р. Щара.

Stephanodiscus agassizensis Håkansson et Kling (табл. III, *1*, *2*). Створки диаметром 19.2—27.7 мкм, штрихов 10—12 в 10 мкм.

Согласно диагнозу вида, диаметр створки варьирует от 10.0 до 18.5 мкм (Håkansson, Kling, 1989; Håkansson, 2002). Мы считаем, что данный признак у этого вида более изменчив (Genkal, 1993).

S. binderanus (Kütz.) Round (табл. III, *3*, *4*). Створки диаметром 10.4—11.4 мкм, штрихов 11—12 в 10 мкм.

***S. delicatus* Genkal (табл. III, *5*, *6*). Створки диаметром 8.2—9.1 мкм, штрихов 14 в 10 мкм.

Пресноводно-солоноватоводный планктонный вид, преимущественно в эвтрофных водоемах, имеет широкое распространение в реках, водохранилищах, озерах (Генкал, 2004).

**S. hantzschii* Grun. (табл. III, *7*). Створки диаметром 10—20 мкм, штрихов 6—12 в 10 мкм.

В значительном количестве весной в реках Неман и Вилия.

***S. invisitatus* f. *invisitatus* Hohn et Hellerman (табл. III, *8*). Створки диаметром 8.6—10.9 мкм, штрихов 15—18 в 10 мкм.

В значительном количестве весной в р. Неман.

Широко распространенный вид, индикатор первых этапов эвтрофирования (Диатомовые..., 1992).

***S. invisitatus* f. *hakanssoniae* Genkal et Kiss (табл. IV, *1*, *2*). Створки диаметром 10.5—14.5 мкм, штрихов 10—12 в 10 мкм.

Встречается вместе с типовой формой, найдена в водохранилищах Волги, Днепра, реках Нил, Дунай (Genkal, Kiss, 1991).

S. makarovae Genkal (табл. IV, *3*, *4*). Створки диаметром 6.2—7.3 мкм, штрихов 15—20 в 10 мкм.

В значительном количестве весной в р. Неман.

**S. minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll. (табл. IV, *5*, *6*). Створки диаметром 9.5—10 мкм, штрихов 10—11 в 10 мкм.

В значительном количестве весной в реках Неман, Щара.

Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal (табл. IV, *7*). Створка диаметром 5.5 мкм, краевых выростов 10 в 10 мкм.

T. weissflogii (Grun.) Fryxell et Hasle (табл. IV, *8*). Створка диаметром 21.4 мкм, краевых выростов 14 в 10 мкм.

Заключение

В р. Неман и его притоках обнаружено 20 таксонов центрических диатомовых, в том числе 6 новых для флоры р. Неман и 3 для Беларуси: *Stephanodiscus delicatus*, *S. invisitatus* f. *invisitatus*, *S. invisitatus* f. *hakanssoniae.* Последние имеют широкое распространение и характерны для эвтрофных водоемов.

Максимальное число представителей *Centrophyceae* выявлено в р. Неман (15) и его притоке Вилия (15), минимальное — в р. Березине (3). Данные по составу водорослей для притоков Вилия, Щара, Лебеда, Дитва, Зельянка получены впервые. Широкое распространение в исследованных реках имеют *Melosira varians*, *Ste-*

** Новый для флоры Беларуси таксон.

phanodiscus hantzschii, *S. minutulus*, наибольшее обилие — *Aulacoseira ambigua*, *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. pseudostelligera*, *M. varians*, *S. hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. makarovae*, *S. minutulus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Воробьева С. С. Фитопланктон водоемов Ангары: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1997. 18 с.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. Таксономия мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*) 1. *Stephanodiscus delicatus* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 11. С. 126—134.

Генкал С. И., *Михеева Т. М.* Электронно-микроскопическое изучение центрических диатомовых водорослей из некоторых озер Беларуси // Альгология (в печати).

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., 1988. Т. II. Вып. 1. 116 с.; 1992. Т. II. Вып. 2. 125 с.

Лабунская Е. Н. Фитопланктон Нижней Волги и Северного Каспия, его значение в оценке качества вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Михеева Т. М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск, 1999. 396 с.

Михеева Т. М. Березинский биосферный заповедник — альгорезерват для сохранения редких видов водорослей // Матер. Междунар. конф. ведущих специалистов, молодых ученых и студентов «Сахаровские чтения 2003 года: экологические проблемы XXI века». Минск, 2003. С. 261—262.

Михеева Т. М., *Лукьянова А. В.* Фитопланктон водотоков бассейна реки Березины // Актуальные проблемы современной альгологии. III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 104—105.

Науменко Ю. В. Фитопланктон Оби, Нижнего Иртыша и его изменения под воздействием антропогенных факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1985. 16 с.

Юлова Г. А. Фитопланктон р. Волги от Городца до Чебоксар: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 25 с.

Genkal S. I. Large-celled undulate species of the genus *Stephanodiscus* Ehr. in USSR reservoirs: morphology, ecology and distribution // Diatom Res. 1993. Vol. 8. N 1. P. 45—64.

Genkal S. I., *Kiss K. T.* New morphological and taxonomical data for *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (*Bacillariophyta*) // Arch. Protistenkunde. 1991. Bd 140. N 4. P. 289—301.

Håkansson H. A compilation and evoluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 1. P. 1—139.

Håkansson H., *Kling H.* A light and electron microscope study of previously described and new *Stephanodiscus* species (*Bacillariophyceae*) from Central and Northern Canadian Lakes, with ecological notes on the species // Diatom Res. 1989. Vol. 7. P. 159—172.

Krammer K., *Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae.* 3 Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena, 1991. Band 2/3. S. 1—576.

Scheffler W., *Morabito G.* Topical observations on centric diatoms (*Bacillariophyceae*, *Centrales*) of Lake Como (N. Italy) // J. Limnol. 2003. Vol. 62. N 1. P. 47—60.

Scheffler W., *Nicklisch A.*, *Hepperle D.* Dimorphism in *Cyclotella pseudocomensis* (*Heterokontophyta*, *Bacillariophyceae*) as revealed by morphological, ecological and molecular methods // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 2003. Vol. 58. P. 157—173.

SUMMARY

20 taxa of centric diatoms, including 3 new to the Belarus flora (*Stephanodiscus delicatus*, *S. invisitatus* f. *invisitatus*, *S. invisitatus* f. *hakanssoniae*) were identified in the Neman River and its tributaries in August 2003 and from May to October 2004. The species composition of *Centrophyceae* is presented for the first time for the 5 Neman tributaries; 6 new members of the class are recorded for the river itself. Representatives of the genus *Stephanodiscus* are characterized by the highest distribution and development in the water courses studied.

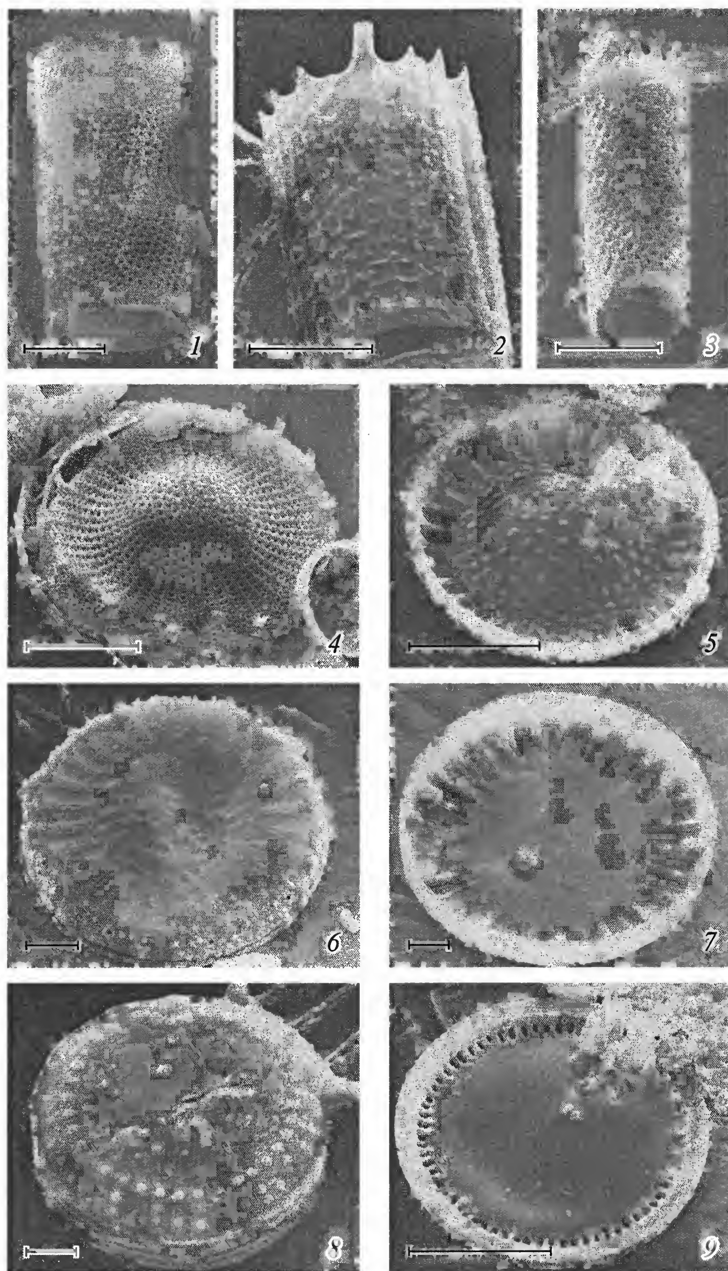


Таблица I. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1 — *Aulacoseira ambigua*; *2* — *A. granulata*; *3* — *A. subarctica*; *4, 5* — *Cyclostephanos dubius*; *6, 7* — *Cyclotella atomus*; *8, 9* — *C. comensis*. *1—3* — створка с пояска; *4, 6, 8* — створка с наружной поверхности; *5, 7, 9* — створка с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—5, 9* — 5; *6—8* — 1.

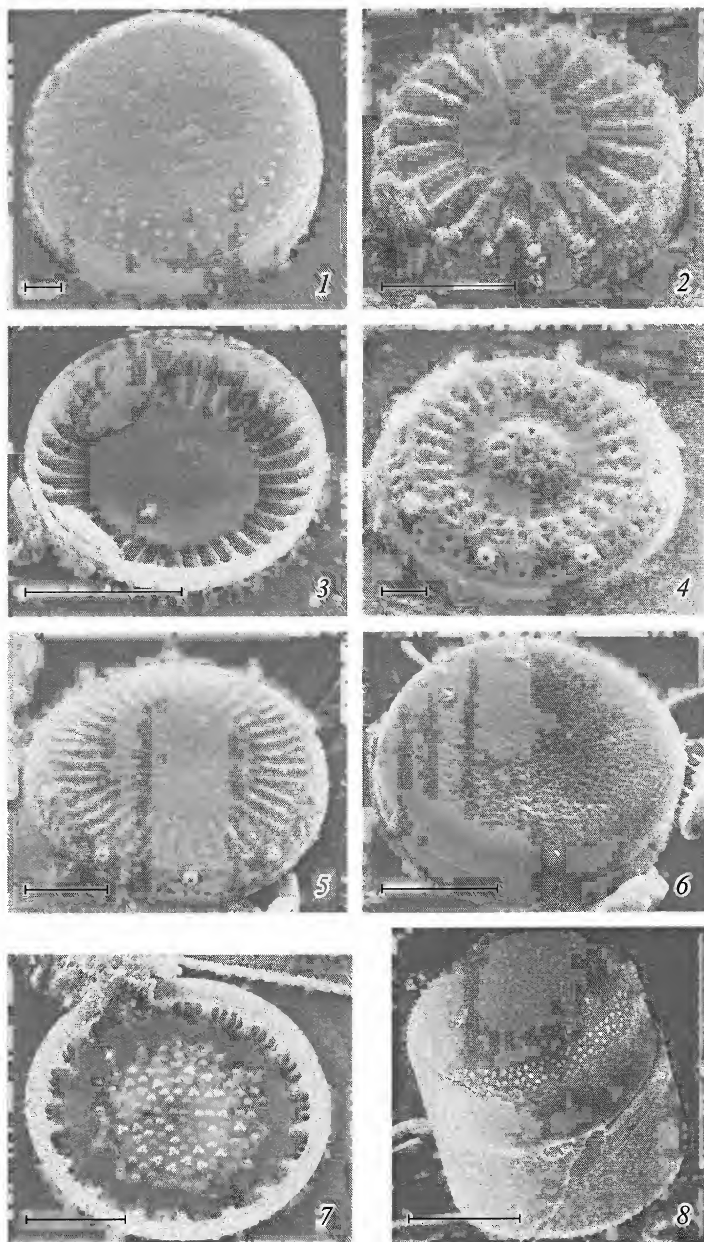


Таблица II. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1 — *Cyclotella comensis*; *2*, *3* — *C. meneghiniana*; *4*, *5* — *C. pseudostelligera*; *6*, *7* — *C. radiosa*; *8* — *Melosira varians*. *1*, *2*, *4*—*6* , *8* — створка с наружной поверхности; *3*, *7* — створка с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1*, *4*, *5* — 1; *2*, *7* — 5; *3*, *6*, *8* — 10.

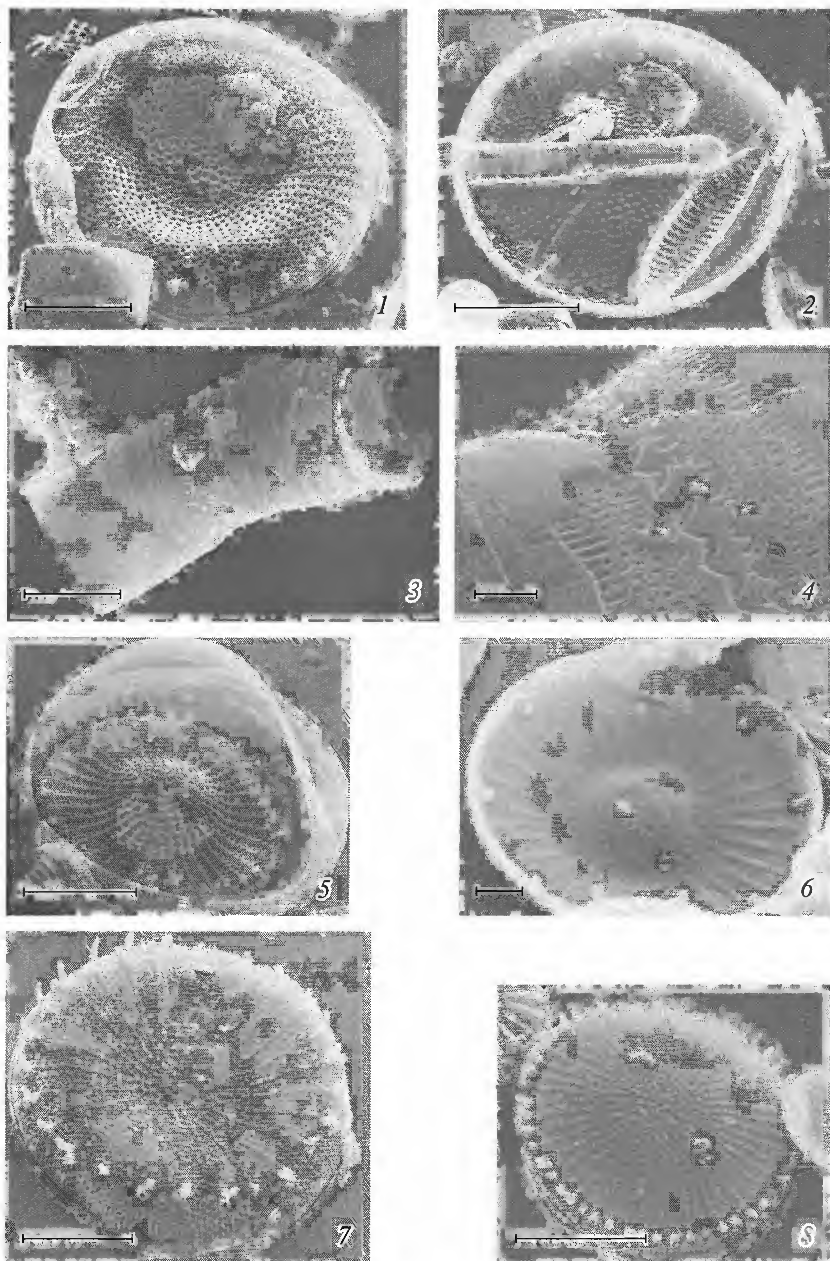


Таблица III. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1, 2 — *Stephanodiscus agassizensis*; *3, 4* — *S. binderanus*; *5, 6* — *S. delicatus*; *7* — *S. hantzschii*; *8* — *S. invisitatus* f. *invisitatus*. *1, 3, 5, 7, 8* — створка с наружной поверхности; *2, 6* — створка с внутренней поверхности; *4* — загиб створки, шипы, краевые выросты с наружной поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1—3* — 10; *5, 7, 8* — 5.

К с. 423

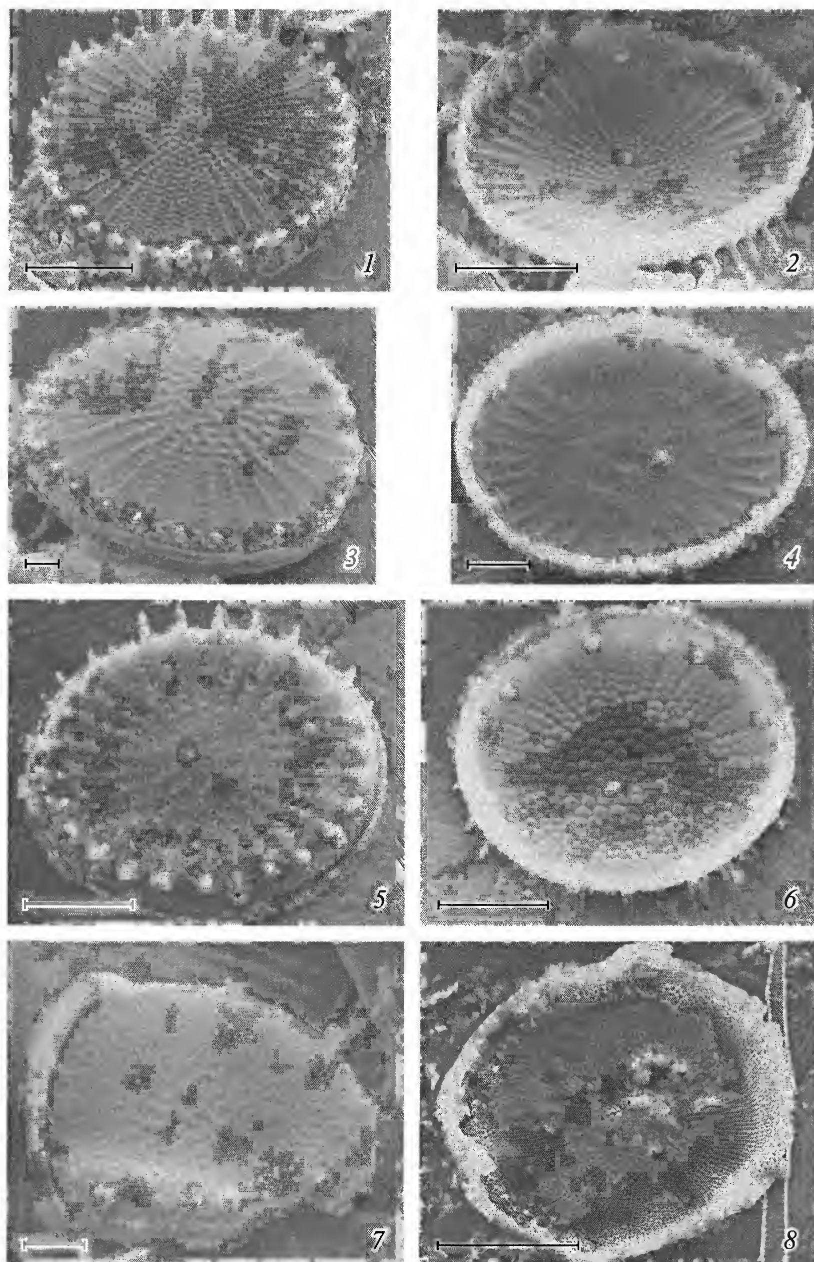


Таблица IV. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1, 2 — *Stephanodiscus invisitatus* f. *hakanssoniae*; *3, 4* — *S. makarovae*; *5, 6* — *S. minutulus*; *7* — *Thalassiosira pseudonana*; *8* — *T. weissflogii*. *1, 3, 5, 7, 8* — створка с наружной поверхности; *2, 4, 6* — створка с внутренней поверхности. Масштабные линейки, мкм: *1, 2, 5, 6* — 5; *3, 4, 7* — 1; *8* — 10.

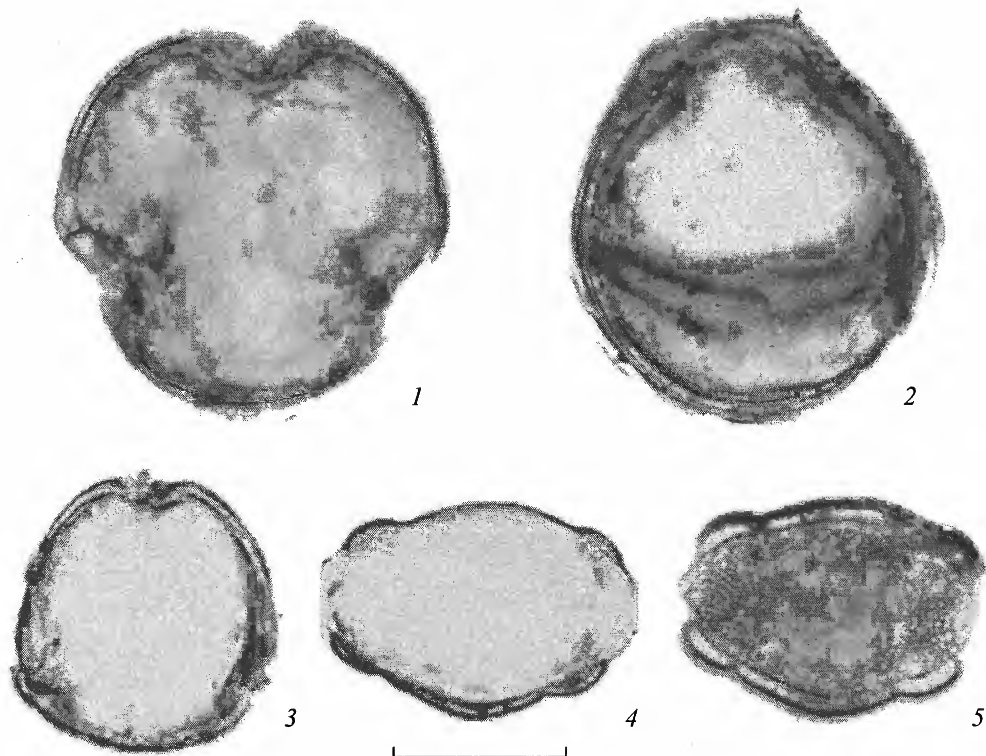


Таблица I. Микрофотографии пыльцевых зерен (СМ) видов семейства *Violaceae*.

1 — *Hybanthus calceolaria*; *2*, *3* — *Agatea violaris*; *4*, *5* — *Amphirrhox longifolia*. *2*, *4*, *5* — вид с экватора; *1*, *3* — вид с полюса. Масштабная линейка — 10 мкм.

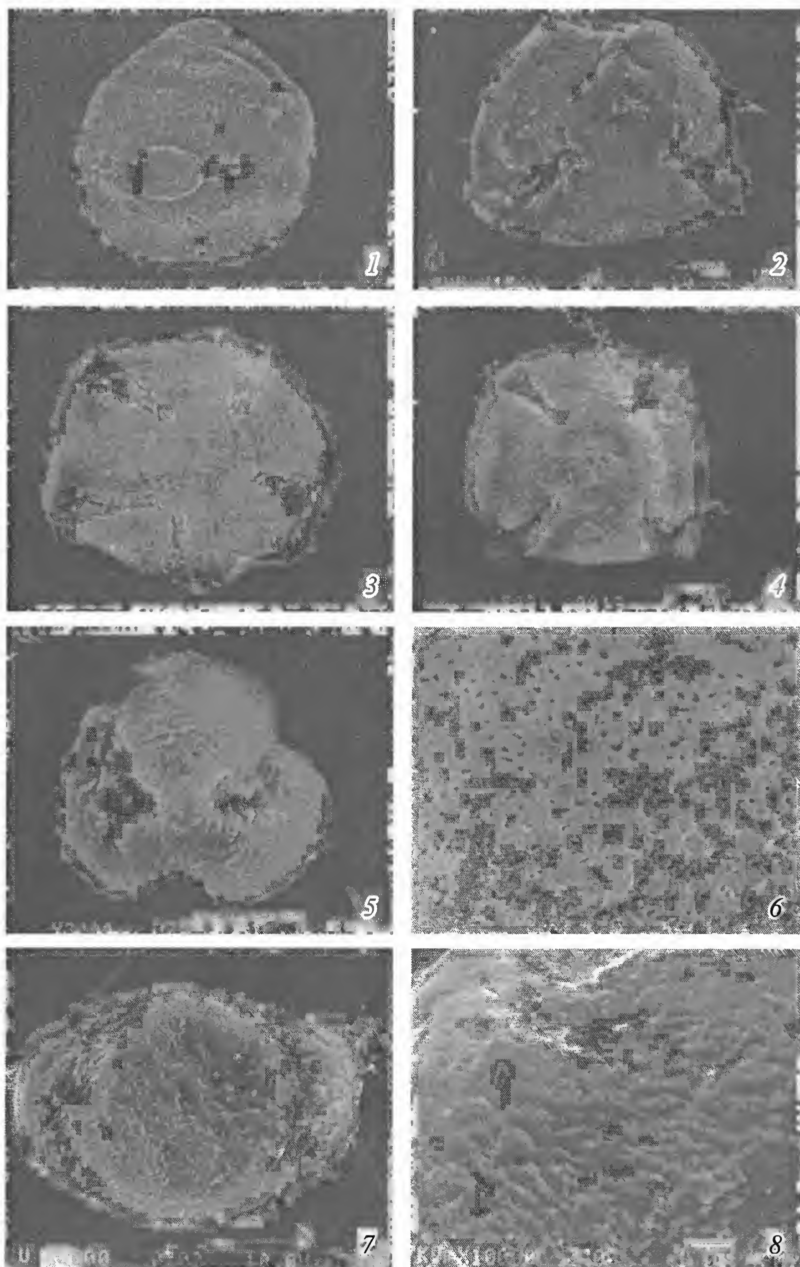
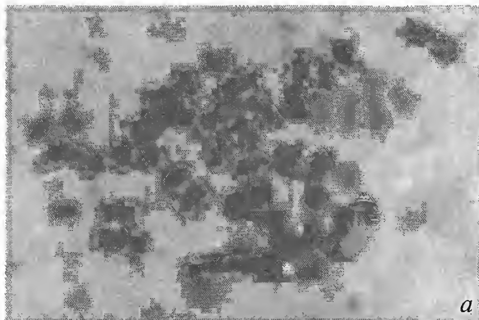
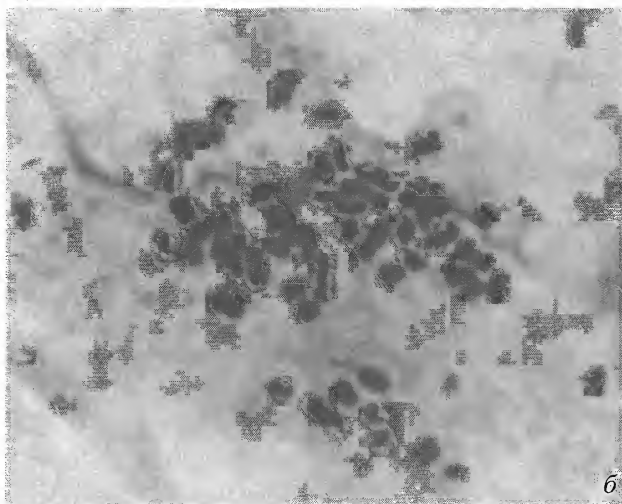


Таблица II. Микрофотографии пыльцевых зерен (СЭМ) видов семейства *Violaceae*.

1—3 — *Viola orthoceras*; *4* — *V. arvensis*; *5* — *Noisettia orchidiflora*; *7*, *8* — *Paypayrola grandiflora*. *1*, *7* — вид с экватора; *2—5* — вид с полюса; *6*, *8* — поверхность пыльцевого зерна. Масштабная линейка — 10 мкм.





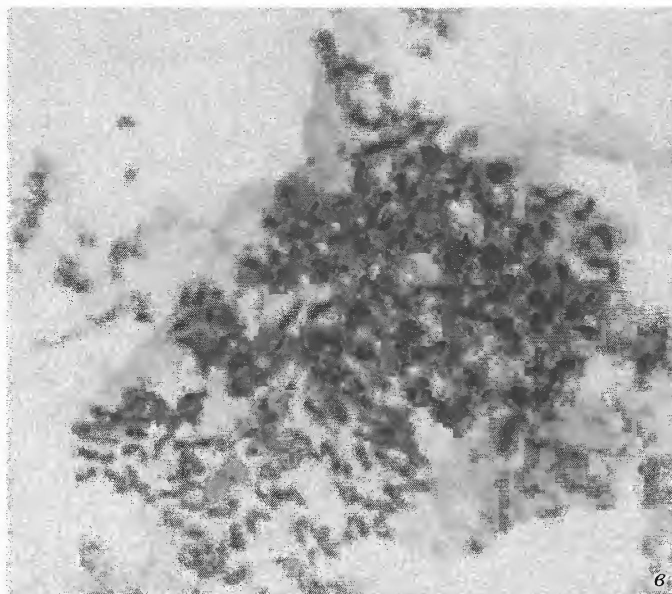


Таблица I. Кариотип элодеи канадской: *а* — 2n = 40; *б* — 2n = 48; *в* — 2n = 96.
Об. 90 ×, ок. 10 ×.

К с. 484

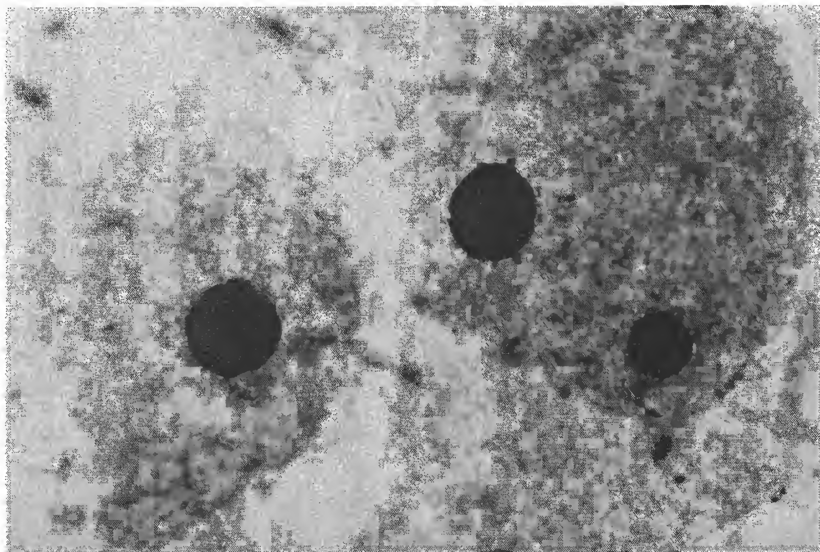


Таблица II. Ядрышки в интерфазных ядрах элодеи канадской.

УДК 581.526.33 (470.42) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© И. В. Благовещенский

БОЛОТНЫЕ БЕРЕЗНЯКИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

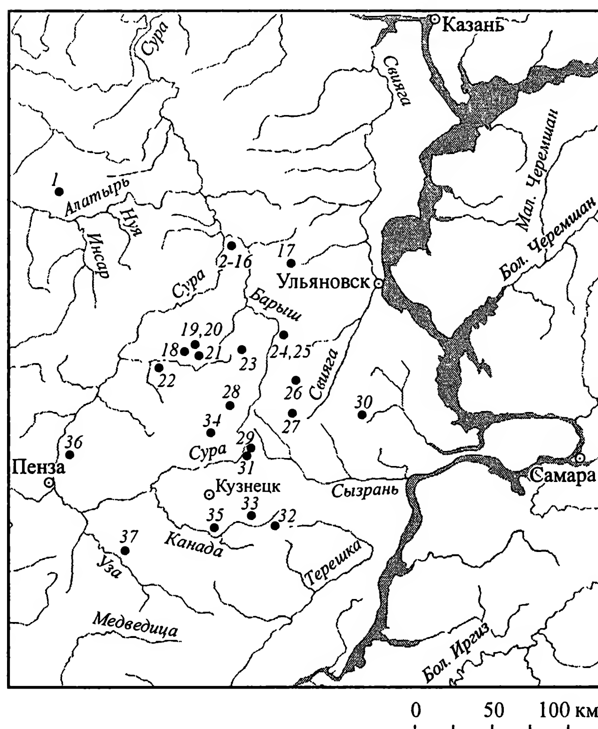
I. V. BLAGOVESHCHENSKY. PEATLAND BIRCH FORESTS OF THE CENTRAL PRIVOLZHSKAYA UPLAND

Ульяновский государственный университет, экологический факультет
432700 Ульяновск, ул. Набережная реки Свияги, 40
Факс (8422)32-08-10
E-mail: mk@sv.uven.ru
Поступила 30.03.2005
Окончательный вариант получен 06.07.2005

Приведены классификации болотных растительных сообществ центральной части Приволжской возвышенности с малосомкнутым древесным ярусом. В статье охарактеризованы 2 ассоциации болотных березняков (Pino — Betulo pubescentis — Sphagnetum angustifolii и Carici lasiocarpae — Betulo pubescentis — Sphagnetum), включающие 7 субассоциаций, в том числе 3 новые.
Ключевые слова: классификация, ассоциация, субассоциация, союз Betulion pubescentis Lohm. et Tx. 1955, Приволжская возвышенность.

Среди болотных березняков центральной части Приволжской возвышенности наибольшее распространение имеют березово-пушицевые сообщества с примесью сосны, что неоднократно отмечалось рядом авторов (Благовещенский, 1951; Пьявченко, 1958; Спрыгин, 1986; Благовещенский, Благовещенская, 1991; Благовещенский, 1999, 2001). Эти сообщества в настоящей работе отнесены к ассоциации Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000. Данная ассоциация довольно широко распространена и в других регионах России (Богдановская-Гиенэф, 1928; Цинзерлинг, 1932; Корчагин, 1940, и др.). Большинство публикаций относится к северо-западу России, где сообщества этой ассоциации формируют растительный покров окраинных частей олиготрофных и мезотрофных болот. В условиях центральной части Приволжской возвышенности березово-пушицевые сообщества образуют растительный покров целых болотных массивов (от 1—2 до 50 га), характерных для обширных водораздельных пространств, сложенных с поверхности песчаными породами палеогена, и высоких песчаных надпойменных террас. Березово-пушицевые сообщества обычно имеют большую или меньшую примесь сосны. Евтрофные болотные березняки для изучаемой территории ранее почти не указывались, во всяком случае, более или менее полных описаний подобных сообществ нет. Некоторые общие указания имеются в работе Н. И. Пьявченко (1958) и в ряде других источников. Это может быть связано, с одной стороны, с тем, что болота, занимающие здесь очень небольшую площадь, изучались не очень активно, а с другой — внимание исследователей больше привлекали олиго-мезотрофные и мезотрофные сфагновые болота со специфическими видами растений, находящимися в этом регионе на южной границе распространения. Между тем аналогичные сообщества давно известны для других регионов России: Псковской (Какс, 1914) и Новгородской областей (Ануфриев, 1923), северо-запада России (Смагин, 1991, Боч, Смагин, 1993), Центрального Черноземья (Хмелев, 1985) и др. Описанные в статье сообщества евтрофных (и отчасти мезотрофных) березняков отнесены к асс. Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum nom. nov.

Ниже рассматриваются болотные березняки с малосомкнутым и невысоким (до 10—12 м) древесным ярусом. Заболоченные березовые леса — предмет особого исследования. На рисунке приводится карта-схема изучаемой территории, где



Карта-схема расположения болотных массивов с участием березняков и сосняков в пределах центральной части Приволжской возвышенности.

Мордовия, Ичалковский р-н: *1.* Клюквенное. Ульяновская обл., Сурский р-н, Лавинское лесничество: *2.* Моховое-Долгое; *3.* Моховое VIII; *4.* Моховое IX; *5.* Конское; *6.* Топь; *7.* Лосиное; *8.* Б-2 (кв. 36, выд. 14); *9.* Б-6 (кв. 25, выд. 3); *10.* Б-7 (кв. 25, выд. 2); *11.* Б-9 (кв. 26, выд. 7); *12.* Б-10 (кв. 17, выд. 20); *13.* Б-11 (кв. 38, выд. 9); *14.* Б-16 (кв. 19, выд. 19); *15.* Б-18 (кв. 28, выд. 9); *16.* Б-104. Майнский р-н: *17.* Маклаушинское. Инзенский р-н: *18.* Кривое; *19.* Моховое I; *20.* Моховое II; *21.* Малое; *22.* Ягодное. Вешкаймский р-н: *23.* Ш-68 (68-й квартал Шарловского лесничества); *24.* Нижнее Бритвенное; *25.* Верхнее Бритвенное. Барышский р-н: *26.* Оз. Кряж; *27.* Б-105; *28.* Болото к северо-востоку от с. Филатовка; *29.* Болото к юго-востоку от с. Сурские Вершины. Тереньгульский р-н: *30.* Покшерке. Николаевский р-н: *31.* Светлое (Святое); *32.* Оз. Светлое; *33.* Оз. Лимбай (при оз. Белое). Пензенская обл., Сосновоборский р-н: *34.* Болото при с. Мордовский Качим. Кузнецкий р-н: *35.* Болото к югу от г. Кузнецка. Бессоновский р-н: *36.* Болото к востоку от с. Бессоновка. Русскокамешкирский р-н: *37.* Болото при с. Аряш. Масштаб: 1 : 5 000 000.

указаны местоположения упомянутых в тексте болотных массивов. Небольшие болотца (до 5 га), не имеющие собственных названий, обозначены соответствующим индексом (например, Б-18), в подписи к рисунку даны дополнительные сведения об их местоположении.

Класс Vaccinietea uliginosi Lohm. et Tx. 1955

Данный класс включает сообщества заболоченных редколесий (березняков и сосняков) со сфагновыми мхами. Выделяется по наложению диагностических блоков Vaccinio—Piceetea и Oxycocco—Sphagnetea.

Диагностические виды: *Betula pubescens*,[1] *Pinus sylvestris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*,

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по: С. К. Черепанов (1995), мохообразных — по: М. С. Игнатов, О. М. Афонина (1992), печеночников — по: Н. А. Константинова, А. Д. Потемкин, Р. Н. Шляков (1992).

Eriophorum vaginatum, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*.

Порядок Vaccinietalia uliginosi Lohm. et Tx. 1955

Диагностические виды порядка и класса совпадают. Порядок включает два союза.

Союз Betulion pubescentis Lohm. et Tx. 1955

В союз входят сообщества заболоченных сфагновых березняков.

Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Sphagnum angustifolium*, *S. centrale*.

На изучаемой территории распространены 2 ассоциации этого союза.

Асс. Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000 (табл. 1)

Номенклатурный тип. Филатов (1913) Sphagnetum betulo-pinosum.

Синонимы: Sphagnetum betulo-pinosum Filatov et Yurev 1913; Pinetum caricoso-sphagnosum Ануфриев 1921; Cariceto—Sphagnetum betulo-pinosum Овчинников 1922; Sylvosphagneta pinoso-lasiocarpae-caricosa Цинзерлинг 1932; Sylvosphagneta pinoso-fruticulosa Цинзерлинг 1932; Pineto angustifolii—Sphagnetum eriophorosum Корчагин 1940; Pineto angustifolii—Sphagnetum lasiocarpae-caricosum Корчагин 1940.

ТАБЛИЦА 1

Асс. Pino-Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000

Субассоциация	1	2	3	4
Число видов	37	23	26	11
Число описаний	49	19	10	3
		Д. в. асс.		
Pinus sylvestris	V^{+-4}	IV^{2-5}	V^{2-3}	V^{2-5}
Eriophorum vaginatum	V^{1-5}	V^{2-5}	V^{1-4}	V^{5}
Betula pubescens	V^{+-5}	V^{1-5}	V^{1-5}	V^{2-5}
Sphagnum angustifolium	I^{+-5}	II^{3-5}	III^{4-5}	IV^{4}
S. fallax	V^{1-5}	V^{+-5}	IV^{3-5}	
Menyanthes trifoliata			+	II^{2}
		Д. в. субасс. 1		
Ledum palustre	II^{+-4}			
Chamaedaphne calyculata	V^{+-5}	+		IV^{2}
Vaccinium uliginosum	+			
Sphagnum magellanicum	II^{+-3}	I^{3-4}	+	II^{3}
		Д. в. субасс. 2		
Carex lasiocarpa	V^{+-4}	V^{1-4}	V^{1-5}	IV^{1-2}
Calamagrostis canescens	II^{1}	III^{+-3}	+	
Carex rostrata	r	I^{1-3}	II^{2-5}	

Субассоциация	1	2	3	4
Число видов	37	23	26	11
Число описаний	49	19	10	3
Д. в. субасс. 3				
Carex vesicaria			+	
Comarum palustre			+	
Naumburgia thyrsiflora			II^{+}	
Thelypteris palustris	r		II^{+-1}	
Thyselium palustre	r		IV^{+-1}	
Typha latifolia			+	
Sphagnum squarrosum			+	
Д. в. субасс. 4				
S. cuspidatum	+			V^{4}
Д. в. класс Vaccinietea uliginosi				
Vaccinium myrtillus		+	+	
V. vitis-idaea	+			
Aulacomnium palustre	I^{+-3}	I^{+-1}	II^{+-3}	
Dicranum polysetum	+			
Pleurozium schreberi	I^{+-1}	+		
Polytrichum commune	r			
P. strictum	II^{+-2}	II^{+-1}	II^{+-3}	II^{+}
Прочие виды				
Oxycoccus palustris	+			II^{4}
Phragmites australis	r		II^{1-5}	
Salix cinerea			+	
S. aurita			+	
Calamagrostis epigeios			+	
Carex limosa			+	
Dryopteris cristata	r			
Lythrum salicaria	r			
Dicranum scoparium	r	I^{+-1}		
Orthodicranum montanum	r			
Pohlia nutans	+	I^{+}		
Ptilidium pulcherrimum		+		
Sphagnum balticum	r			
S. capillifolium	r	+		
S. centrale	r	+		
S. fimbriatum	I^{+-2}	+	+	
S. flexuosum	I^{4-5}	+		
S. fuscum	r			
S. russowii	+	+		
S. subsecundum		I^{2}		
Tetraphis pellucida	+			

П р и м е ч а н и е. Субассоциации: 1 — eriophoreto—fruticuletosum, 2 — menyanthetosum, 3 — naumburgietosum, 4 — sphagnetosum cuspidati. В табл. 1, 3: Д. в. — диагностические виды; римские цифры — класс постоянства (r — <5 %, «+» — 5—10 %, I — 10—20 %, II — 20—40 %, III — 40—60 %, IV — 60—80 %, V — >80 %); арабские цифры — классы проективного покрытия («+» — <1 %, 1 — 1—5 %, 2 — 5—15 %, 3 — 15—25 %, 4 — 25—50 %, 5 — >50 %).

Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Pinus sylvestris*, *Chamaedaphne calyculata*, *Eriophorum vaginatum*, *Carex lasiocarpa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fallax*. Диагностическим признаком ассоциации так же является отсутствие евтрофных видов: *Epipactis palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Sphagnum warnstorfii*.

Морфология. Ассоциация имеет 2 эдификаторных яруса: древесный и моховой. Древесный ярус представлен *Betula pubescens* и *Pinus sylvestris*. Его сомкнутость составляет в среднем 0.2—0.3 иногда до 0.75. В древостое преобладает береза пушистая, ее высота в среднем 5—7, реже до 9 м, сомкнутость крон обычно 0.2—0.3 (до 0.75). Сосна представлена формой *Uliginosa*. Ее участие в древостое в большинстве случаев заметно ниже, сомкнутость крон обычно не превышает 0.2, редко до 0.4, высота в среднем 4—6 м. Степень развития древесного яруса возрастает при приближении к краю болота: сомкнутость до 0.7, высота до 7—12 м. Вероятно, это связано с увеличением богатства питания. К данной ассоциации отнесены также сообщества с сомкнутостью древесного яруса из березы и сосны менее 0.1 и высотой до 2—3 м. По флористическому составу и доминантам травяно-кустарничкового яруса эти сообщества ничем не отличаются от сообществ с выраженным древесным ярусом. Кроме того, они встречаются относительно небольшими участками среди аналогичных сообществ с развитым древесным ярусом. С позиций доминантной классификации такие «лесные» и «безлесные» сообщества относились к разным ассоциациям (Благовещенский, 2001).

Моховой ярус обычно хорошо развит, его покрытие составляет от 40 до 60 %. Доминантом является *Sphagnum fallax*, реже он замещается *S. angustifolium*, с довольно высоким постоянством встречается *S. magellanicum*, но его покрытие не превышает 5—15 %. В виде примеси нередко присутствуют: *S. fimbriatum*, *S. russowii*, *S. capillifolium*.

Всего в сообществах этой ассоциации отмечено 14 видов сфагновых мхов. Среди них — 2 редких для изучаемой территории вида: *Sphagnum fuscum* и *S. papillosum*, последний найден вне учетных площадок и поэтому не представлен в табл. 1. Из бриевых мхов довольно часто, но в небольшом обилии встречаются *Aulacomnium palustre* и *Polytrichum strictum*, реже — *P. commune*, *Dicranum scoparium*, *Pohlia nutans*.

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Eriophorum vaginatum*, ее покрытие в среднем 50 %, но может достигать и 90 %. Пушица образует кочки высотой от 15 до 40 см. С возрастанием покрытия пушицы уменьшается покрытие сфагновых мхов. Так, при ее покрытии в 30 %, покрытие сфагнов — 75 %, а при 90 % — соответственно 20—30 %. Пушицевые кочки в той или иной степени обрастают сфагновыми мхами. Среди кустарничков доминируют (в соответствующей субассоциации) *Chamaedaphne calyculata* и реже *Ledum palustre*. Изредка встречаются *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*.

С высоким постоянством встречается *Carex lasiocarpa*, ее покрытие в среднем 10, максимум до 40 %. Более редко встречаются *Calamagrostis canescens*, *Thyselium palustre*, *Carex rostrata*. Последний вид иногда фитоценотически замещает *C. lasiocarpa*, так как близок к ней по своей экологии. Наиболее типичные описания сообществ ассоциации приведены в табл. 2.

Систематика. Ассоциация подразделяется на 4 субассоциации (табл. 1).

1. Субасс. eriophoreto—fruticuletosum Smagin 1988. Представлена 49 описаниями. Дифференцируется олигомезотрофными кустарничками группы *Eriophorum vaginatum*: *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, а так же *Sphagnum magellanicum*. Среднее число видов в описании — 8.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав асс. Pino-betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000

Субассоциация	1. Eriophoreto-fruticuletosum									
Название болота	Мох. II	Моховое-Долгое		Мох. VIII	Мох. I	Конск.	**М. Дол.**	Мох. IX		Б-2
Номер описания	195	531	613	616	187	504	**609**	535	537	665
Уровень воды (межкочье)	−25		−15	−10	−20	−15	**−10**			
Уровень воды (кочка)		−60	−30	−25		−30	**−20**	−50	−60	−35
Число видов	9	10	12	13	9	9	**9**	9	7	9
Деревья и кустарники										
Betula pubescens	0.4; 8; 10	0.35; 7; 7	0.6; 10; 11	0.35; 6; 6	0.5; 6; 10	0.1; 4; 5	**0.1; 5; 7**	0.15; 7; 8	0.1; 5	0.25; 7; 8
Pinus sylvestris	0.1; 3; 5	0.05; 6; 5	0.3; 11; 20	0.3; 11; 15	0.05	0.1; 6; 8	**0.3; 3; 5**	0.05; 9; 14	0.05; 3	0.05; 3.5
Salix aurita										
Травы и кустарнички	30	50	35	50	70	80	**50**	30	70	90
Calamagrostis canescens				5		5				
Carex lasiocarpa	10			3	10	20	**1**	3	5	5
C. limosa										
C. rostrata	10									
Chamaedaphne calyculata		1		3	30	65	**15**	+	30	3
Eriophorum vaginatum	20	30	20	45	15	45	**45**	30	60	90
Ledum palustre	5	10	25	15	40					
Menyanthes trifoliata										
Naumburgia thyrsiflora										
Oxycoccus palustris		45								

Phragmites australis										
Thelypteris palustris										
Thyselium palustre										
Utricularia vulgaris										
Vaccinium myrtillus										
V. vitis-idaea		10		3						
V. uliginosum			1							
Мхи	100	20	55	90	80	80	**80**	80	90	25
Aulacomnium palustre							**+**	+		
Dicranum polysetum		2								
D. scoparium			+			+				
Pleurozium schreberi		2				+				
Pohlia nutans		1								
Polytrichum commune				5						
P. strictum	20		+		+		**+**	+		
Sphagnum angustifolium										+
S. balticum										+
S. capillifolium			5	+						
S. centrale										
S. cuspidatum				10		+				
S. fallax	60	15	40	70	50	80	**70**	70	80	25
S. fimbriatum						+				+
S. flexuosum					30					
S. magellanicum			3	5			**10**	+	10	
S. russowii	20		5					10		
S. squarrosum										
S. subsecundum										
Tetraphis pellucida		+								

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Субассоциация	2. Menyanthetosum				3. Naumburgietosum					4. Sphagnetosum cuspidati		
Название болота	Моховое-Долгое		Мох. II	Мох. VIII	**Б-11**	Б-18		Ш-68	Мох. VIII	Ш-68	Б-6	**М. Дол.**
Номер описания	**549**	550	198	657	**710**	514	513	232	650	234	608	**611**
Уровень воды (межкочье)	—	—	−25	−30	**5**	−30	−30	−30	−35	−30	−10	**−10**
Уровень воды (кочка)					**−30**						−20	**−25**
Число видов	**10**	9	8	8	**12**	9	10	11	7	9	7	**6**
Деревья и кустарники												
Betula pubescens	**0.3; 8; 7.5**	0.05; 5; 4	0.2; 4; 5	0.35; 8; 8	**0.05; 2.5**	0.05; 4; 6	0.2; 5; 8	0.1; 8; 10	0.05; 4.5	0.1; 7; 8	0.1; 7; 7	**0.65; 9; 8**
Pinus sylvestris	**0.1; 6; 12**	0.6; 6; 12	0.5; 3; 4		**0.05; 3**	0.15; 3; 6	0.05; 3; 4	0.1; 12; 15	0.05; 3.5	0.2; 8; 8	0.05; 6; 10	**0.05; 4; 4**
Salix aurita					**+**							
Травы и кустарнички	**30**	10	50	50	**30**	70	90	60	60	70	70	**75**
Calamagrostis canescens	**1**	2			**15**							
Carex lasiocarpa	**20**	5	2	20	**80**	7	7	20	3	10	1	
C. limosa								3				
C. rostrata				5				10	60			
Chamaedaphne calyculata				5							15	**5**
Eriophorum vaginatum	**20**	5	50	35	**3**	70	45	35	3	50	65	**75**
Ledum palustre												
Menyanthes trifoliata								20		5		
Naumburgia thyrsiflora					**+**			+				
Oxycoccus palustris										30		
Phragmites australis							60					

Thelypteris palustris						+	1					
Thyselium palustre					+	1	1		+			
Utricularia vulgaris												
Vaccinium myrtillus			10					5				
V. vitis-idaea												
V. uliginosum												
Мхи	**35**	60	100	40	**70**	60	50	90	75	100	80	**45**
Aulacomnium palustre	**+**	5		+	**+**	+						
Dicranum polysetum												
D. scoparium												
Pleurozium schreberi												
Pohlia nutans												
Polytrichum commune												
P. strictum	**5**	5				+						**+**
Sphagnum angustifolium			80	40	**50**			60		30	40	
S. balticum												
S. capillifolium	**10**											
S. centrale												
S. cuspidatum										50	40	**45**
S. fallax	**10**	40	+		**20**	60	25		75			
S. fimbriatum							10					
S. flexuosum												
S. magellanicum			20					30		20		
S. russowii	**10**											
S. squarrosum							15					
S. subsecundum		10										
Tetraphis pellucida												

П р и м е ч а н и е. Типовое описание субасс. 1 — № 60̆9, субасс. 2 — № 549, субасс. 3 — № 710, субасс. 4 — № 611. Арабскими цифрами дано покрытие вида в процентах, «+» — покрытие <1 %. Для видов древесного яруса: первое число — сомкнутость крон, второе — средняя высота, третье — средний диаметр.

2. Субасс. menyanthetosum Smagin 1988. Представлена 19 описаниями. Дифференцируется прежде всего отсутствием олигомезотрофных кустарничков — *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*, а также лучшим развитием мезотрофных видов группы *Menyanthes trifoliata — Carex lasiocarpa*, *C. rostrata*, *Calamagrostis canescens.* Однако сама вахта в наших описаниях отсутствует. Среднее число видов в описании — 7.

3. Субасс. naumburgietosum Smagin in Boč et Smagin 93. Представлена 10 описаниями. Дифференцируется присутствием евтрофных видов — *Naumburgia thyrsiflora*, *Thyselium palustre*, *Carex vesicaria*, *Typha latifolia*, *Sphagnum squarrosum* и мезоевтрофных — *Comarum palustre* и *Thelypteris palustris.* Среднее число видов в описании — 9.

4. Субассоциация sphagnetosum cuspidati subass. nov. Представлена 3 описаниями. Характеризуется усилением роли *Sphagnum cuspidatum* в моховом покрове. Сообщества этой субассоциации встречаются ближе к обводненным окраинам болот. Среднее число видов в описании — 7.

Экология и распространение. Всего в составе ассоциации отмечено 45 видов. Сообщества этой ассоциации довольно широко распространены на изучаемой территории — ими сложен растительный покров многих водораздельных болот, образовавшихся на песчаных отложениях палеогена и болот высоких надпойменных террас. Характерен кочковатый микрорельеф, высота кочек (преимущественно из пушицы) 15—40 см, диаметр 30—50 см. Уровень воды в межкочьях в среднем 10—30 см, редко до 50, под кочками — 30—70 см.

Сообществами субассоциации eriophoreto—fruticuletosum в большинстве случаев образован растительный покров относительно крупных (более 5 га) болот с мощностью торфяной залежи 2—3 м. Для этой субассоциации характерны кустарнички, причем более обильно и с высоким постоянством встречается *Chamaedaphne calyculata.* Болотный мирт обычно произрастает большими куртинами, которые чаще приурочены к крупным деревьям. Роль других кустарничков невелика. Багульник встречается с заметно меньшим постоянством и в меньшем обилии. Причем в разных районах изучаемой территории его участие в формировании сообществ этой субассоциации неодинаково. В Инзенском р-не (болота Моховое I и Моховое II) он отмечен почти во всех описаниях с довольно высоким покрытием, тогда как в Сурском р-не (болота Моховое-Долгое, Моховое VIII, Моховое IX и др.) он встречается редко, и, как правило, с незначительным покрытием, ближе к краю болот. По-видимому, это связано с различиями экологических амплитуд багульника в разных районах. Голубика в данной субассоциации встречается крайне редко и с незначительным покрытием.

Сообщества субассоциаций menyanthetosum и naumburgietosum характерны для небольших болот (менее 5 га) с мощностью торфа 0.5—1, редко до 2.5 м. Сообщества субассоциации sphagnetosum cuspidati характеризуются повышенным увлажнением и встречаются ближе к окраинам болот в местах перехода от субасс. eriophoreto—fruticuletosum к сообществам лагга. Мощность торфяной залежи 0.5—0.7 м.

Болота, на которых встречаются сообщества ассоциации, указаны в табл. 2. Кроме этого, они описаны мною на болотах Кривое, Топь, Б-5, Б-9, Б-10, Б-104. Другими исследователями сообщества данной ассоциации указывались для болота Маклаушинское, в 4 км к юго-западу от с. Старые Маклауши Майнского р-на Ульяновской обл. (Спрыгин, 1986, по материалам Г. Э. Гроссета); болота при с. Мордовский Качим Сосновоборского р-на Пензенской обл. (Спрыгин, 1986); болота к востоку от с. Бессоновка Бессоновского р-на Пензенской обл. (Спрыгин, 1986, по данным Б. П. Сацердотова). В. В. Благовещенский (1951) указывал на ши-

рокое распространение березово-пушицевых болот в пределах южноульяновского водораздела, и в частности отмечал их северо-восточнее Филатовки и юго-восточнее с. Сурские Вершины Барышского р-на Ульяновской обл.

Acc. Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum nom. nov. (табл. 3)

Номенклатурный тип: (Какс, 1914) Sphagnetum betulo-caricosum.

Синонимы: Sphagnetum betulo-caricosum Kaks 1914.

Диагностические виды: *Betula pubescens*, *Galium palustre*, *G. trifidum*, *Epilobium palustre*, *Thyselium palustre*, *Thelypteris palustris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Sphagnum squarrosum* и другие евтрофные сфагновые мхи.

Эти виды дифференцируют данную ассоциацию от Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000. От последней описываемая ассоциация, кроме того, отличается отсутствием или слабым развитием ряда олигомезотрофных видов *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Acc. Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum nom. nov.

Субассоциации	1	2	3
Число видов	28	26	73
Число описаний	10	4	36
Д. в. асс.			
Betula pubescens	V^{2-4}	V^{2-4}	V^{1-5}
Epilobium palustre	—	II^{+}	II^{+}
Galium trifidum		—	II^{+}
G. palustre			I^{+}
Naumburgia thyrsiflora	I^{1}		III^{+-1}
Thelypteris palustris	II^{+-4}		
Thyselium palustre	II^{+}		III^{+-1}
Д. в. субасс. 1			
Sphagnum magellanicum	II^{+-1}	II^{1}	
S. angustifolium	III^{4-5}	II^{4}	+
S. fallax	III^{3-5}		+
S. flexuosum	II^{5}	II^{4}	
Д. в. субасс. 2			
S. cuspidatum		V^{+-4}	r
Д. в. субасс. 3			
S. fimbriatum			IV^{1-5}
S. squarrosum	I^{1}		III^{1-5}
S. obtusum			+
S. subsecundum		II^{2}	I^{+-4}
Brachythecium mildeanum			IV^{+-3}
Д. в. союз Betulion pubescentis			
Sphagnum centrale		II^{+}	II^{1-3}
Carex lasiocarpa	IV^{1-5}	IV^{4-5}	V^{+-5}
Menyanthes trifoliata	II^{4}	II^{3}	II^{+-4}

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Субассоциации	1	2	3
Число видов	28	26	73
Число описаний	10	4	36
Д. в. класс Vaccinietea uliginosi			
Pinus sylvestris	II^{2-3}		II^{+-3}
Chamaedaphne calyculata	II^{2}		r
Dicranum polysetum	I^{+}		+
Pleurozium schreberi	I^{+}		+
Polytrichum commune			+
Eriophorum vaginatum	I^{+}	III^{+-1}	r
Vaccinium myrtillus			r
V. vitis-idaea			r
Прочие виды			
Alnus glutinosa			r
Frangula alnus	II^{2}	II^{2}	+
Populus tremula			r
Salix cinerea	I^{4}	III^{3}	IV^{+-4}
S. lapponum	I^{1}		I^{1-4}
S. myrsinifolia			+
S. myrtilloides			r
S. rosmarinifolia			+
Bidens cernua		II^{+}	
B. tripartita			r
Calamagrostis canescens	IV^{+-2}	II^{2}	V^{+-5}
Carex acuta			r
C. caespitosa			+
C. cinerea			+
C. elata			+
C. pseudocyperus			r
C. riparia			+
C. rostrata	I^{4}	II^{1}	III^{+-4}
C. vesicaria			I^{+-2}
Cicuta virosa			r
Comarum palustre		II^{1}	IV^{+-4}
Drosera rotundifolia			+
Equisetum fluviatile			III^{+-1}
Eriophorum polystachion	I^{2}		r
Juncus effusus		II^{+}	
Lycopus europaeus			r
Lysimachia vulgaris			I^{+-1}
Lythrum salicaria	II^{+-1}		II^{+-1}
Majanthemum bifolium			r
Orchis sp.			r
Oxycoccus palustris	I^{+}		
Pedicularis palustris			+
Phragmites australis	II^{1-3}	II^{4}	II^{+-4}
Rumex aquaticus			r
Scirpus lacustris			r
Scutellaria galericulata			II^{+}
Trientalis europaea			r
Typha angustifolia			+

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Субассоциации	1	2	3
Число видов	28	26	73
Число описаний	10	4	36
Typha latifolia	II^{+}	II^{2}	+
Utricularia vulgaris			r
Aulacomnium palustre	II^{+-1}		II^{+-1}
Callicladium haldonianum			I^{+}
Calliergon cordifolium			r
Calliergonella cuspidata			r
Climacium dendroides			r
Dicranum scoparium		II^{+}	r
Lophocolea heterophylla		II^{+}	
Pohlia nutans		II^{+}	+
Polytrichum juniperinum			r
P. longisetum		II^{+}	+
P. strictum	II^{+}	III^{+-1}	+
Sphagnum russowii		II^{2}	+

Примечание. Субассоциации: 1 — Sphagnetosum angustifolii, 2 — Sphagnetosum cuspidati, 3 — Sphagnetosum fimbriati; остальные обозначения, как в табл. 1.

Морфология. Ассоциация имеет 2 эдификаторных яруса — древесный и моховой. Древесный ярус образован *Betula pubescens*, изредка присутствует *Pinus sylvestris*. Сомкнутость крон березы пушистой 0.1—0.3(0.7), высота в среднем 3—7 м, средний диаметр 4—8 см, однако ближе к краю болота высота березы достигает 12 м, диаметр ствола 10—12 см. Сосна, если и встречается на пробной площади, представлена редкими угнетенными экземплярами высотой 1.5—3 м.

Кустарниковый ярус разреженный, образован обычно *Salix cinerea*, встречающейся с довольно высоким постоянством, ее покрытие 5—15, иногда до 40 %. Изредка встречаются *Salix myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. lapponum*, очень редко — *S. myrtilloides*.

Хорошо развит травяной ярус, его общее покрытие в среднем 30—50, иногда до 90 %. С высоким постоянством и обычно со значительным покрытием встречаются *Carex lasiocarpa* и *Calamagrostis canescens*. Моховой ярус развит довольно хорошо, его покрытие 30—100, иногда менее 5 %. Видовой состав мхов специфичен для каждой субассоциации, однако преобладают сфагновые мхи. Всего в сообществах этой ассоциации отмечено 19 видов мхов, общее число видов — 80. Описания наиболее типичных сообществ ассоциации приведены в табл. 4.

Систематика, экология, распространение. На изучаемой территории распространены сообщества 3 субассоциаций, из них 2 новые (табл. 3).

1. Субассоциация sphagnetosum angustifolii Smagin 1991. Представлена 10 описаниями. Диагностируется олиготрофными и олигомезотрофными видами сфагновых мхов: *Sphagnum angustifolium*, *S. fallax*, *S. magellanicum*, *S. flexuosum*. Среднее число видов в описании — 8. Микрорельеф кочковатый, уровень воды между кочек — 18—27. Сообщества субассоциации характерны для окраинных частей мезотрофных и мезоолиготрофных болот.

Болота, на которых распространены сообщества субассоциации, указаны в табл. 4. Кроме этого они описаны мною на болотах Б-7, Нижнее Бритвенное, Кривое, Светлое (Святое) и Светлое. А. А. Чигуряевой (1941) подобные сообщест-

ТАБЛИЦА 4

Видовой состав асс. Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum nom. nov.

Субассоциация	1. Sphagnetosum angustifolii					2. Sphagnetosum cuspidati	
Название болота	Б-12		Б-11	Ш-68	Моховое-Долгое		Кривое
Номер описания	713	712	711	233	**524**	**602**	182
Уровень воды (межкочья)	20	−15	20	−20	**−20**	**15**	−13
Уровень воды (кочки)	−15	—	−30				
Число видов	10	8	5	10	**7**	**11**	11
Деревья и кустарники							
Betula pubescens	0.2; 2.5	0.15; 4; 4	0.1; 3.5; 3	0.3	**0.2; 5**	**0.2; 7; 7**	0.4
Frangula alnus					**0.05**	**0.2; 5; 5**	
Pinus sylvestris	+	0.05; 4		0.2			
Populus tremula							
Salix cinerea							20
S. lapponum							
S. myrsinifolia							
S. myrtilloides							
S. rosmarinifolia							
S. starkeana	2						
Травы	60	65	40	50	**30**	**70**	30
Bidens cernua							+
Calamagrostis canescens	10	15	15				
Carex cinerea							
C. elata							
C. lasiocarpa	60	60	35		**30**	**70**	25
C. riparia							
C. rostrata				40			
Chamaedaphne calyculata							
Comarum palustre							
Drosera rotundifolia							
Epilobium palustre							+
Equisetum fluviatile							
Eriophorum polystachion							
E. vaginatum		+				**1**	
Galium trifidum							
Juncus effusus							+
Lysimachia vulgaris							
Lythrum salicaria					**1**		
Menyanthes trifoliata				25			
Naumburgia thyrsiflora			2				
Pedicularis palustris							
Phragmites australis	1	5					
Scirpus lacustris							
Scutellaria galericulata							
Thelypteris palustris	+						
Trientalis europaea							
Typha angustifolia							
T. latifolia							10
Thyselium palustre	+	+					

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Субассоциация	1. Sphagnetosum angustifolii					2. Sphagnetosum cuspidati	
Название болота	Б-12		Б-11	Ш-68	Моховое-Долгое		Кривое
Номер описания	713	712	711	233	**524**	**602**	182
Уровень воды (межкочья)	20	−15	20	−20	**−20**	**15**	−13
Уровень воды (кочки)	−15	—	−30				
Число видов	10	8	5	10	**7**	**11**	11
Мхи	65	80	65	90	**80**	**30**	95
Aulacomnium palustre	2			+			
Brachythecium mildeanum							
Callicladium haldonianum							
Calliergon cordifolium							
Climacium dendroides							
Dicranum polysetum				+			
D. scoparium						**+**	
Lophocolea heterophylla						**+**	
Pleurozium schreberi				+			
Pohlia nutans						**+**	
Polytrichum commune							
P. juniperinum							
P. longisetum						**+**	
P. strictum				+	**+**		2
Sphagnum angustifolium		80					40
S. centrale							
S. cuspidatum						**10**	50
S. fallax			65	90	**75**		
S. flexuosum	65						
S. fimbriatum							
S. magellanicum				+			5
S. obtusum							
S. russowii						**10**	
S. squarrosum					**5**		
S. subsecundum						**10**	

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Субассоциация	3. Sphagnetosum fimbriati					
Название болота	Топь					Лосиное
Номер описания	**687**	708	716	720	721	779
Уровень воды (межкочья)	**−35**	−15	30	0	0	15
Уровень воды (кочки)		−35	−20	−30	−30	−20
Число видов	**14**	11	21	17	19	14
Деревья и кустарники						
Betula pubescens	**0.15; 4; 4.5**	0.4	0.25; 4.5; 5	0.2; 4.5; 5	0.1; 4; 5	0.2; 5.5
Frangula alnus						
Pinus sylvestris		+	+			+

Субассоциация	3. Sphagnetosum fimbriati					
Название болота	Топь					Лосиное
Номер описания	**687**	708	716	720	721	779
Уровень воды (межкочья)	**−35**	−15	30	0	0	15
Уровень воды (кочки)		−35	−20	−30	−30	−20
Число видов	**14**	11	21	17	19	14
Populus tremula						
Salix cinerea	**5**	5	2	3	20	
S. lapponum						2
S. myrsinifolia			+			
S. myrtilloides						1
S. rosmarinifolia						
S. starkeana						
Травы	**70**	50	45	50	50	85
Bidens cernua						
Calamagrostis canescens	**60**	30	5	15	30	85
Carex cinerea						
C. elata						
C. lasiocarpa	**35**	15	20	15	15	+
C. riparia						
C. rostrata	**3**	20	+	+		
Chamaedaphne calyculata					+	
Comarum palustre	**10**		20	30	15	
Drosera rotundifolia						
Epilobium palustre			+			+
Equisetum fluviatile	**+**		1	1	1	
Eriophorum polystachion						
E. vaginatum						
Galium trifidum				+	1	
Juncus effusus						
Lysimachia vulgaris	**+**	+		+		
Lythrum salicaria	**+**					
Menyanthes trifoliata					+	+
Naumburgia thyrsiflora		+	1	1	1	+
Pedicularis palustris						
Phragmites australis						
Scirpus lacustris						
Scutellaria galericulata	**+**		+		+	
Thelypteris palustris						
Trientalis europaea						
Typha angustifolia					+	
T. latifolia						
Thyselium palustre	**+**		2	2	2	+
Мхи	**80**	95	35	60	35	15
Aulacomnium palustre	**1**	+	3		+	+
Brachythecium mildeanum	**10**		7	25	7	10
Callicladium haldonianum			+		+	
Calliergon cordifolium				+		
Climacium dendroides						

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Субассоциация	3. Sphagnetosum fimbriati					
Название болота	Топь					Лосиное
Номер описания	**687**	708	716	720	721	779
Уровень воды (межкочья)	**−35**	−15	30	0	0	15
Уровень воды (кочки)		−35	−20	−30	−30	−20
Число видов	**14**	11	21	17	19	14
Dicranum polysetum						
D. scoparium						
Lophocolea heterophylla						
Pleurozium schreberi						
Pohlia nutans			+			
Polytrichum commune						
P. juniperinum						
P. longisetum						
P. strictum			1			
Sphagnum angustifolium				3		
S. centrale		15	15	5	10	
S. cuspidatum						
S. fallax	**5**					
S. flexuosum						
S. fimbriatum	**30**	80	10	5	10	3
S. magellanicum						
S. obtusum						
S. russowii						
S. squarrosum	**35**			20	10	2
S. subsecundum			+			

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

Субассоциация	3. Sphagnetosum fimbriati					
Название болота	Б-16		М. Долгое	Кряж	Ягодное	Лимбай
Номер описания	773	776	601	252	223	118
Уровень воды (межкочья)	−15	−20	15	0	−15	−15
Уровень воды (кочки)	−20					
Число видов	16	13	8	19	10	15
Деревья и кустарники						
Betula pubescens	0.4; 7; 7	0.1; 9; 7	0.05; 4; 3	0.5; 8; 6	0.1; 3	0.1
Frangula alnus			0.15; 4; 5			
Pinus sylvestris	+	0.2; 11; 10		0.05		
Populus tremula						0.1
Salix cinerea			+	30	10	
S. lapponum	2					10
S. myrsinifolia						
S. myrtilloides	1					
S. rosmarinifolia				5		
S. starkeana						

Субассоциация	3. Sphagnetosum fimbriati					
Название болота	Б-16		М. Долгое	Кряж	Ягодное	Лимбай
Номер описания	773	776	601	252	223	118
Уровень воды (межкочья)	−15	−20	15	0	−15	−15
Уровень воды (кочки)	−20					
Число видов	16	13	8	19	10	15
Травы	30	40	70	60	40	70
Bidens cernua						
Calamagrostis canescens	30	40		5		+
Carex cinerea				+		
C. elata				+		
C. lasiocarpa	1	3	70	30	30	30
C. riparia	+					
C. rostrata				20	+	
Chamaedaphne calyculata						
Comarum palustre		+		5	25	15
Drosera rotundifolia						+
Epilobium palustre					+	+
Equisetum fluviatile				+		
Eriophorum polystachion				2		
E. vaginatum	+					
Galium trifidum						
Juncus effusus						
Lysimachia vulgaris				5		
Lythrum salicaria				+	+	+
Menyanthes trifoliata					30	5
Naumburgia thyrsiflora						
Pedicularis palustris				+		
Phragmites australis		30		15		40
Scirpus lacustris				+		
Scutellaria galericulata						
Thelypteris palustris						
Trientalis europaea						
Typha angustifolia						
T. latifolia						
Thyselium palustre					+	+
Мхи	40	10	35	5	90	100
Aulacomnium palustre	1	+	+			
Brachythecium mildeanum						
Callicladium haldonianum						
Calliergon cordifolium						
Climacium dendroides						
Dicranum polysetum	1	3				
D. scoparium			+			
Lophocolea heterophylla						
Pleurozium schreberi	2	2				
Pohlia nutans	+					
Polytrichum commune	25					
P. juniperinum	5					

Субассоциация	3. Sphagnetosum fimbriati					
Название болота	Б-16		М. Долгое	Кряж	Ягодное	Лимбай
Номер описания	773	776	601	252	223	118
Уровень воды (межкочья)	−15	−20	15	0	−15	−15
Уровень воды (кочки)	−20					
Число видов	16	13	8	19	10	15
P. longisetum		+				
P. strictum	+		5			
Sphagnum angustifolium		+				
S. centrale				2		20
S. cuspidatum			10			
S. fallax						
S. flexuosum						
S. fimbriatum	5	5	20			
S. magellanicum						
S. obtusum					90	
S. russowii	+					
S. squarrosum	+			3		40
S. subsecundum						40

Примечание. Типовое описание субасс. 1 — № 524, субасс. 2 — № 602, субасс. 3 — № 687; обозначения в табл. 2.

ва описаны на одном из болот при с. Аряш Русскокамешкирского р-на Пензенской обл. и отнесены ею к асс. Betula pubescens—Carex lasiocarpa + Calamagrostis canescens—Sphagnum recurvum.

2. Субасс. sphagnetosum cuspidati subass. nov. Представлена 4 описаниями. В моховом покрове усиливается роль *Sphagnum cuspidatum*, здесь он содоминирует со сфагнами, типичными для предыдущей субассоциации. От одноименной субассоциации асс. Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii отличается отсутствием болотных кустарничков, невысоким постоянством и ничтожным покрытием пушицы, лучшим развитием мезотрофных видов, в частности *Carex lasiocarpa.* Среднее число видов в описании — 9. Микрорельеф кочковатый, уровень воды между кочек –13 — +15. Сообщества этой субассоциации встречаются ближе к окраинам мезотрофных и мезоолиготрофных древесно-сфагновых болот.

Болота, где встречены сообщества субассоциации, указаны в табл. 4, а также это болота Малое и Маклаушинское.

3. Субасс. sphagnetosum fimbriati subass. nov. Представлена 36 описаниями. По своему экологическому содержанию близка субасс. sphagnetosum riparii Smagin 1993. Дифференцируется преобладанием в моховом покрове евтрофных видов сфагновых мхов: *Sphagnum fimbriatum*, *S. squarrosum*, *S. obtusum* , *S. subsecundum*, а также бриевых мхов: *Brachythecium mildeanum*, *Callicladium haldonianum*, *Calliergon cordifolium.* В травяном ярусе постоянно присутствуют евтрофные виды: *Epilobium palustre*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Thelypteris palustris*, *Thyselium palustre*, *Galium palustre*, *G. trifidum.* Среднее число видов в описании — 13. Микрорельеф кочковатый, кочками занято до 70 % площади (высота 20 см). Кочки в основном приствольные или бывшие приствольные, осоково-сфагновые. Уровень воды варьирует в зависимости от метеоусловий года, в сухой год он составляет между

кочек –35—50 см, в более влажный год до +40 см, под кочками соответственно от –70 до –5.

От субасс. naumburgietosum ассоциации Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii отличается отсутствием пушицы влагалищной, ничтожным участием сосны и в общем слабой представленностью мезотрофных и мезоолиготрофных видов. Почти полное отсутствие пушицы — один из важных признаков, отличающих описываемую ассоциацию в целом от асс. Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii.

Данная субассоциация характерна для начальных стадий развития болота. В дальнейшем, по мере увеличения мощности торфяной залежи она, по-видимому, сменится асс. Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii, которая ныне характерна для многих более древних болот изучаемой территории, сформировавшихся на песчаных грунтах. Нередко сообщества этой субассоциации встречаются вдоль окраин сфагновых и древесно-сфагновых болот.

Болота, на которых распространены сообщества субассоциации, указаны в табл. 4. Кроме этого, они описаны мною на болотах Малое, Верхнее Бритвенное, Покшерке, Б-105.

Таким образом, описанные сообщества болотных березняков центральной части Приволжской возвышенности можно отнести к 2 ассоциациям: Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii и Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum. Сообщества первой ассоциации на изучаемой территории формируют растительный покров целых болот, в то время как на северо-западе России они характерны для окраин олиготрофных и мезотрофных болот. Сообщества субасс. eriophoreto—fruticuletosum имеют в своем составе редкие для изучаемого региона виды растений, находящиеся здесь на южной границе распространения (*Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*) и в связи с этим требуют охраны. Сообщества асс. Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum в отличие от таковых северо-запада России характеризуются высоким постоянством и покрытием *Sphagnum fimbriatum*, в связи с чем выделена соответствующая субассоциация.

Благодарности

Автор выражает благодарность В. И. Василевичу, В. А. Смагину (БИН) за ценные замечания и советы, сделанные при подготовке данной статьи, и А. Н. Мордвинову за консультации в определении бриевых мхов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев Г. И. Краткий очерк растительности поймы озера Ильмень и нижнего течения рек Ильменского бассейна // Материалы по исследованию реки Волхов и его бассейна. Петроград, 1923. Вып. 4. С. 59—99.

Благовещенский В. В. Лесная растительность южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью // Уч. зап. Ульяновского пед. ин-та. 1951. Вып. 3. С. 38—98.

Благовещенский И. В. Растительность охраняемых болот заказника «Сурский» Ульяновской области // Научн. тр. гос. природного заповедника «Присурский». Чебоксары—Атрат, 1999. Т. 2. С. 101—106.

Благовещенский И. В. Растительность болот заказника «Сурский» (Ульяновская область) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 97—103.

Благовещенский И. В., Благовещенская Н. В. Болота заказника «Сурский» и проблемы их охраны // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Л., 1991. С. 34—36.

Богдановская-Гиенэф И. Д. Растительный покров верховых болот русской Прибалтики // Тр. Петергоф. естественно-научн. ин-та. Л., 1928. № 5. С. 265—377.

Боч М. С., Смагин В. А. Флора и растительность болот Северо-Запада России и принципы их охраны. СПб., 1993. 224 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1—2. С. 1—85.

Какс А. М. Болота окрестностей озера Дулово // Матер. по изучению восточного болотного района Псковской губ. под руководством В. Н. Сукачева. Псков, 1914. Т. 3. С. 1—76.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д., Шляков Н. Р. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. М., 1992. Т. 1—2. С. 87—127.

Корчагин А. А. Растительность северо-западной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычского заповед. 1940. Т. 2. С. 5—412.

Пьявченко Н. И. Торфяники Русской лесостепи. М., 1958. 192 с.

Смагин В. А. Болотные березняки и евтрофные сосняки Северо-Запада РСФСР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 365—377.

Спрыгин И. И. Сфагновые болота Приволжской возвышенности // Матер. к познанию растительности Среднего Поволжья. М., 1986. С. 244—268.

Филатов С. М. Болота между озерами Полисто и Цевло // Матер. по изучению восточного болотного района Псковской губ. под рук. В. Н. Сукачева. Псков, 1913. Т. 2. С. 1—99.

Хмелев К. Ф. Закономерности развития болотных экосистем Центрального Черноземья. Воронеж, 1985. 168 с.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1932. 376 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Чигуряева А. А. Ивановские торфяники // Ученые записки СГУ. 1941. Т. 15. Вып. 7. Сер. Биология. С. 3—82.

SUMMARY

The classification is given of peatland birch forests in the central part of the Privolzhskaya Upland (with trees up to 10—12 m high). Two associations and seven subassociations were recognized, three of them being new:

Class Vaccinietea uliginosi Lohm. et Tx. 1955

Order Vaccinietalia uliginosi Lohm. et Tx. 1955

Alliance Betulion pubescentis Lohm. et Tx. 1955

Association Pino—Betulo pubescentis—Sphagnetum angustifolii (Filatov et Yurev 1913) Smagin 2000

1. Subassociation eriophoreto—fruticuletosum Smagin 1988
2. Subassociation menyanthetosum Smagin 1988
3. Subassociation naumburgietosum Smagin in Boč et Smagin 1993
4. Subassociation sphagnetosum cuspidati subass. nov.

Association Carici lasiocarpae—Betulo pubescentis—Sphagnetum nom. nov.

1. Subassociation sphagnetosum angustifolii Smagin 1991
2. Subassociation sphagnetosum cuspidati subass. nov.
3. Subassociation sphagnetosum fimbriati subass. nov.

УДК 582.4/9—15 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

 Н. А. Алексеева, А. А. Донскова

РЕАКЦИЯ ВИДОВ РОДА *GEUM* (*ROSACEAE*) НА ИЗМЕНЕНИЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ОРГАНИЗМЕННОМ И ПОПУЛЯЦИОННОМ УРОВНЯХ

N. A. ALEKSEEVA, A. A. DONSKOVA. THE RESPONSE OF THE GENUS *GEUM* (*ROSACEAE*) SPECIES TO SOME ENVIRONMENTAL CHANGES ON THE INDIVIDUAL AND POPULATION LEVELS

Тюменский государственный университет, биологический факультет
625003 Тюмень, ул. Семакова, 10
Факс (8-3452) 46-01-41
E-mail: president@utmn.ru
Поступила 13.01.2005
Окончательный вариант получен 29.03.2005

Изучен онтогенез *Geum aleppicum* Jacg. и *G. rivale* L. в различных природных зонах Западной Сибири. Показано, что 2 вида поликарпиков по-разному реагируют на изменения окружающей среды как на организменном (поливариантность онтогенеза), так и на популяционном (изменение пространственной и возрастной структуры ценопопуляций) уровнях.

Ключевые слова: онтогенез растений, поливариантность онтогенеза, возрастные спектры популяций, пространственная структура ценопопуляций, *Geum*.

В настоящее время все большее распространение получают исследования, направленные на выявление биоразнообразия на самых различных уровнях организации живой материи. Большой интерес в этом плане представляет изучение хода онтогенеза и его поливариантности, а также экологии популяций растений в различных эколого-ценотических условиях. Популяционно-онтогенетические исследования необходимы для разработки основ экологического мониторинга и оценки состояния возобновляемых биологических ресурсов (Ценопопуляции..., 1988; Заугольнова и др., 1993; Жукова, 2001; Смирнова и др., 2002).

Объекты исследования — *Geum aleppicum* Jacg. и *G. rivale* L. — короткокорневищные поликарпики, имеющие практическое значение как лекарственные и кормовые растения (Соболевская, 1972; Кучеров и др., 1976 и др.). Достаточно хорошо изучены ареал и эколого-фитоценотическая приуроченность этих видов (Крылов, 1933; Цыганов, 1983 и др.). Описан онтогенез гравилата речного в Московской обл. (Петухова, 2000). Как онтогенез, так и возрастные спектры ценопопуляций обоих видов на территории Западной Сибири ранее не исследовались. Целью работы явилось изучение реакции видов рода *Geum* на изменение экологических условий в различных природных зонах на организменном и популяционном уровнях.

Материалы и методика исследования

Сбор материала проводился в 1998—2000 гг. в лесостепи (Сладковский и Ишимский районы), на юге лесной зоны (Тюменский и Нижнетавдинский районы) и в лесотундре (Приуральский р-н) Тюменской обл. Для выявления эколого-фитоценотической приуроченности видов было сделано 60 геоботанических описаний по общепринятой методике (Александрова, 1964; Полевая практика..., 1981 и др.).

Периодизацию онтогенеза проводили согласно работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975) и их учеников. Для изучения изменений морфологической структуры особей в ходе онтогенеза производили измерения в 35-кратной повторности по 20 морфометрическим параметрам, основные из них приведены в табл. 1, 2. Статистическую обработку данных проводили по методикам Г. Ф. Ла-

ТАБЛИЦА 1

Особенности морфологической структуры растений *Geum aleppicum* и *G. rivale* в прегенеративный период

Показатели		Возрастные состояния							
		проростки		ювенильное		имматурное		виргинильное	
		$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV
Число листьев розетки, шт.	А	2.17 ± 0.08	21.28	2.68 ± 0.08	19.65	3.31 ± 0.12	21.67	4.15 ± 0.17	26.48
	Б	1.64 ± 0.10	29.87	2.17 ± 0.07*	17.49	3.07 ± 0.14	24.22	3.31 ± 0.13	22.88
Отношение длины листовой пластинки к ее ширине	А	1.07 ± 0.03•	12.60	1.01 ± 0.02•	9.54	0.92 ± 0.03•	16.80	1.08 ± 0.04	22.07
	Б	0.92 ± 0.03*	16.37	0.94 ± 0.01*	17.95	0.82 ± 0.02*	12.29	0.99 ± 0.04	23.70
Длина главного корня, мм	А	24.97 ± 1.24	27.11	31.18 ± 1.92	38.88	—	—	—	—
	Б	23.40 ± 1.34*	28.64	27.17 ± 1.48*	29.81	—	—	—	—
Диаметр главного корня, мм	А	0.32 ± 0.01	10.13	0.69 ± 0.02	21.22	—	—	—	—
	Б	0.41 ± 0.01	17.60	0.52 ± 0.02*	22.24	—	—	—	—
Число придаточных корней, шт.	А	—	—	1.56 ± 0.12•	37.68	8.62 ± 0.43•	29.49	13.70 ± 0.80	36.82
	Б	—	—	—	—	13.57 ± 0.97	39.28	20.03 ± 0.99*	29.13
Длина придаточного корня, мм	А	—	—	10.39 ± 0.95	43.69	51.06 ± 2.49•	28.81	114.2 ± 4.47•	24.73
	Б	—	—	—	—	70.57 ± 4.62*	35.88	99.11 ± 3.74	22.34
Длина корневища, мм	А	—	—	—	—	—	—	11.43 ± 0.67	37.02
	Б	—	—	—	—	—	—	35.60 ± 2.85	47.28
Диаметр корневища, мм	А	—	—	—	—	—	—	4.98 ± 0.30	33.94
	Б	—	—	—	—	—	—	4.44 ± 0.24	31.33

Примечание. Здесь и в табл. 2: А — *Geum aleppicum*, Б — *G. rivale*; различия статистически достоверны по сравнению: • — с особями *G. aleppicum* соответствующих возрастных состояний в лесостепи, * — с особями *G. rivale* соответствующих возрастных состояний в лесотундре.

ТАБЛИЦА 2

Особенности морфологической структуры растений *Geum aleppicum* и *G. rivale* в генеративный и постгенеративный периоды

Показатели		Возрастные состояния							
		молодое генеративное		зрелое генеративное		старое генеративное		субсенильное	
		$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV	$X \pm m_x$	CV
Число листьев розетки, шт.	А	4.58 ± 0.18	24.49	4.83 ± 0.21	27.32	4.00 ± 0.58	25.00	—	—
	Б	4.16 ± 0.35	36.90	4.33 ± 0.60	75.77	3.20 ± 0.14*	28.48	3.27 ± 0.14*	25.6
Отношение длины листовой пластинки к ее ширине	А	1.40 ± 0.04	19.86	1.58 ± 0.05	20.60	1.27 ± 0.10	13.73	—	—
	Б	1.52 ± 0.06	16.44	1.50 ± 0.05	17.29	1.63 ± 0.04	13.62	1.46 ± 0.05	19.3
Высота генеративного побега, см	А	47.78 ± 2.31•	30.59	55.63 ± 2.47	28.09	51.00 ± 6.08•	20.66	—	—
	Б	65.69 ± 3.07	20.30	80.67 ± 2.75*	18.65	77.15 ± 2.63	21.59	—	—
Число генеративных побегов, шт.	А	1.25 ± 0.07	35.08	1.78 ± 0.13	46.85	1.13 ± 0.13	23.43	—	—
	Б	1.45 ± 0.08	43.24	3.20 ± 0.23	55.23	1.13 ± 0.05	37.14	—	—
Число вегетативных парциальных кустов, шт.	А	—	—	—	—	—	—	—	—
	Б	1.05 ± 0.03	21.24	6.24 ± 0.47	57.45	2.09 ± 0.18	68.98	—	—
Число цветков на одной особи	А	2.98 ± 0.27	56.70	5.05 ± 0.47	58.46	2.33 ± 0.33	24.74	—	—
	Б	2.68 ± 0.22	35.24	9.77 ± 0.82	45.92	3.23 ± 0.31	61.01	—	—
Число придаточных корней, шт.	А	24.40 ± 1.30•	33.72	30.53 ± 1.72	35.73	24.00 ± 1.53	11.02	31.97 ± 1.97*	37.43
	Б	32.79 ± 2.42	32.16	157.17 ± 11.68	59.64	55.93 ± 3.80*	43.00		
Длина придаточного корня, мм	А	150.88 ± 5.04	21.13	173.65 ± 7.73	28.14	128.50 ± 9.31	20.50	110.03 ± 5.28*	29.24
	Б	131.00 ± 5.00	11.35	174.87 ± 7.08*	22.16	130.65 ± 6.62*	16.70	—	—
Длина корневища, мм	А	12.56 ± 0.89•	44.82	16.88 ± 0.94•	35.28	19.00 ± 2.70•	40.18	—	—
	Б	77.00 ± 7.29	31.79	483.43 ± 41.68	47.25	199.75 ± 12.26	38.80	113.51 ± 6.16*	—
Диаметр корневища, мм	А	7.08 ± 0.24	21.32	8.38 ± 0.41	30.55	11.25 ± 1.31	32.82	—	—
	Б	7.68 ± 0.38	21.71	10.37 ± 0.33*	17.27	9.85 ± 0.20*	12.91	8.46 ± 0.31	22.56

кина (1990), Л. А. Животовского (1991). Всего изучено более 2000 особей различных возрастных состояний.

При проведении кариологических исследований клеток субапикальных меристем главного корня проростков использовали общепринятые методики (Паушева, 1974). Всего проанализировано около 50 растений обоих видов.

В ходе исследований была изучена структура 7 ценопопуляций гравилата алеппского и 10 ценопопуляций гравилата речного. Для этого в различных экологических условиях закладывали трансекты размером 1 × 10 м, затем разбивали их на площадки 1 × 1 м. На каждой учетной площадке и трансекте в целом учитывали число особей различных возрастных состояний, отмечали особенности их пространственного размещения; вычисляли индекс возрастности (Уранов, 1975) и индекс эффективности (Животовский, 2001). В качестве счетной единицы использовали особь. Для выяснения влияния увлажнения почвы на онтогенез и структуру ценопопуляций определяли влажность и влагоемкость почвы в лабораторных условиях по традиционным методикам (Сказкин и др., 1958; Воробьев и др., 1967; Журбицкий, 1968).

Результаты и их обсуждение

Для обоих видов гравилатов характерен голарктический тип ареала, но они отличаются по фитоценотической приуроченности и экологической пластичности. *Geum aleppicum* (гравилат алеппский) — ксеромезофит; произрастает в осиново-березовых и смешанных лесах, по их опушкам, на лесных и слабоостепненных лугах, около дорог. В лесной зоне и лесостепи Тюменской обл. вид доминирует или содоминирует (достигая обилия cop_1—cop_2) в разреженных осиново-березовых лесах, на суходолах, по сорным местам; рассеянно или единично встречается в злаково-клеверно-подорожниковых сообществах. Степень увлажнения почвы (от 9 до 46 %) не оказывает на численность популяций сколько-нибудь значимого влияния. В пределах Тюменской обл., по нашим данным, вид распространен от лесостепи (Сладковский р-н, около 55° с. ш.) до севера лесной зоны (окр. г. Сургута, около 61° с. ш.).

Geum rivale (гравилат речной) — гигромезофит, его обилие зависит от влажности почвы и природной зоны. В лесной зоне вид достигает наибольшего обилия (cop_2—cop_3) на пойменных лугах при влажности почвы около 43 % (мятликово-гравилатно-лютиковые и лютиково-мятликово-манжетковые сообщества). В условиях недостаточного увлажнения (менее 20 %) на суходольных лугах (злаково-клеверно-подорожниковые сообщества), а также при переувлажнении в прирусловой части пойм (сообщества рогозово-осоковые с наумбургией и мятликом болотным) обилие особей в популяциях сокращается (sp—sol). В лесотундре гравилат речной обнаружен нами в пойме р. Собь (обилие sparsum-solitarium) в ивняках вейниково-купальницево-манжетковом и осоково-полевицевом. В пределах Тюменской обл., по нашим данным, вид произрастает от 56° с. ш. (окр. г. Ишим) до 66° с. ш. (окр. г. Салехард), т. е. гравилат речной отличается большей экологической пластичностью по сравнению с гравилатом алеппским и имеет более широкий ареал.

Нами прослежен ход онтогенеза обоих видов на юге лесной зоны.

Латентный период. Плоды *Geum aleppicum* и *G. rivale* — орешки, созревают в августе—сентябре. Всхожесть семян меняется в зависимости от срока хранения: в течение первого года она увеличивалась при проращивании в лабораторных условиях у гравилата речного от 27 % в декабре до 83 % в апреле, а у гра-

вилата алеппского — соответственно от 85 до 96 %. Л. В. Петухова (2000) указывает, что семена гравилата речного утрачивают всхожесть через 1.5 года. По нашим данным, через 2.5 года всхожесть семян осталась довольно высокой и составила у *G. rivale* — 59 %, а у *G. aleppicum* — 63 %. Энергия прорастания семян изменялась по тем же закономерностям, увеличиваясь в течение первого года у гравилата речного — от 13 до 41 %, а у гравилата алеппского от 50 до 85 %; через 2.5 года она составила соответственно 27 и 33 %.

В прегенеративный период особи *G. rivale* и *G. aleppicum* характеризуются розеточной формой роста. Проростки и ювенильные особи образуют по 1—2 листа округлой формы. Листья имматурных растений трехлопастные, а виргинильных — прерывисто-перистые с 1—2 парами боковых листочков. Осенью у обоих видов формируются зимующие листья несколько меньших размеров и слабее расчлененные по сравнению с летними, что вполне согласуется с данными И. Г. Серебрякова (1952), Г. П. Рысиной (1973) и др.

В подземной сфере у исследуемых видов происходят следующие изменения. Корневая система проростков и ювенильных растений — стержневая — заменяется корневой системой смешанного типа у имматурных особей и придаточного типа у виргинильных. В результате контрактильной деятельности корней у имматурных и более взрослых особей базальная часть розеточного побега втягивается в почву, превращаясь в эпигеогенное корневище: у *G. aleppicum* оно короткое — 9—13 мм, ортотропное, а у *G. rivale* корневище к виргинильному возрастному состоянию становится плагиотропным, достигая в длину 30—40 мм (табл. 1). Длительность прегенеративного периода у гравилата алеппского составляет 1—1.5 года, у гравилата речного — 3—4 года.

Генеративный период. Цвести и плодоносить особи *G. aleppicum* начинают на 2—3-й год, а *G. rivale* — на 4—5-й годы жизни. Взрослые цветущие растения обоих видов образуют побеги двух типов: скелетные многолетние — вегетативные, укороченные, несущие розетку листьев; цветоносные побеги развиваются из пазушных почек на вегетативных побегах, удлиненные, монокарпические. Подземная сфера генеративных растений представлена эпигеогенным корневищем с отходящими от него придаточными корнями.

Генеративные особи *G. aleppicum*, как и растения предыдущих возрастных состояний, характеризуются моноцентрическим типом биоморфы. Развитие генеративной и вегетативной сферы достигает максимума у зрелых генеративных растений. Число генеративных побегов максимально увеличивается до 5, а число цветков — до 10—12. Наибольшее количество орешков на одной особи достигает 2700 (около 230 на цветоложе). Длина корневища составляет около 17 мм, его диаметр — 8—9 мм, число придаточных корней — около 30 шт. Годичный прирост корневища равен 3—5 мм (табл. 2). В старом генеративном состоянии происходит снижение генеративной функции, ослабляются процессы корне- и побегообразования; большинство особей гравилата алеппского отмирают в этом состоянии. Продолжительность генеративного периода вида составила 2—4 года. Таким образом, онтогенез *G. aleppicum* неполный, общая длительность жизни растений, по нашим данным, достигает 4—7 лет.

Генеративные особи *G. rivale* характеризуются сменой биоморфы от моноцентрической у молодых генеративных растений к неявно полицентрической у зрелых генеративных. Последние являются сложными индивидами: кроме первичного куста особи образуются от 4 до 18 парциальных кустов. На одном растении формируется до 18—19 цветков, максимальное число орешков составляет 2500 (около 130 на одном цветоложе). Длина корневища достигает 400—550 мм, диаметр —

10—14 мм, оно ветвится до 3—4 порядка; число придаточных корней увеличивается до 160 (табл. 2). У зрелых генеративных особей *G. rivale* автономность частей начинает преобладать над морфологической целостностью, выражена морфологическая дезинтеграция, что приводит к обособлению партикул и вегетативному размножению. В ходе нормальной партикуляции материнские особи гравилата речного распадаются на 3—5 дочерних растений, которые могут состоять из нескольких рамет, образуется клон. Дочерние особи, как правило, на 1(2) возрастное состояние моложе материнского растения. Морфологическая структура и ход онтогенеза особей вегетативного происхождения характеризуются теми же закономерностями, что и растений семенного происхождения. Реверсия в более молодые возрастные состояния вследствие омоложения — одно из проявлений поливариантности развития вида. На такую особенность, характерную для вегетативно-подвижных растений, указывают Е. Л. Любарский и В. И. Полуянова (1988). Партикулы *G. rivale*, таким образом, гетерогенны по своему возрастному состоянию, их развитие по сравнению с первичным кустом идет быстрее за счет сокращения длительности возрастных состояний. Отличить растения семенного и вегетативного происхождения не всегда возможно. Старые генеративные растения представлены небольшими партикулами и имеют вторично моноцентрический или неявно полицентрический тип биоморфы. Продолжительность генеративного периода составляет у *G. rivale* — 15—25 лет.

В постгенеративном периоде субсенильные и сенильные растения *G. rivale* формируют один вегетативный побег с 3—4 листьями, по форме близкими к листьям виргинильных и имматурных особей. Длина корневища составляет 60—130 мм, диаметр — 6—8 мм, порядок ветвления 2—3, число придаточных корней — 15—34 (табл. 2).

Таким образом, онтогенез гравилата речного полный, общая продолжительность жизни особей на юге Западной Сибири составляет 35—40 лет.

Становление жизненной формы исследуемых видов протекает в основном по тем же закономерностям, что и у других короткокорневищных растений (Жукова, 1983; Ермакова, 1997; Шестакова и др., 1997, и др.).

Относительная устойчивость исследуемых видов гравилатов в фитоценозах определяется как сравнительно большой продолжительностью генеративного периода, составляющей более 2/3 общей длительности жизни, так и высокими семенной продуктивностью и всхожестью семян.

Широко распространенным механизмом адаптации растений к постоянно меняющимся условиям окружающей среды на организменном уровне является поливариантность онтогенеза (Rawald, 1959; Воронцова, Заугольнова, 1978; Жукова, Заугольнова, 1985; Fenster, Galloway, 2000; Galloway, Fenster, 2000).

Почвенно-климатические условия лесостепи оказывают существенное влияние на формирование генеративно-вегетативной сферы растений *Geum aleppicum* (табл. 1, 2). Особи образуют, как правило, на один розеточный лист больше по сравнению с растениями лесной зоны. У лесостепных растений в прегенеративном периоде листья имеют меньшую длину. В генеративном периоде в 1.3—1.8 раза меньше высота цветоносных побегов. На одной особи образуется большее число цветков, в результате семенная продуктивность возрастает в 1.1—1.2 раза. У лесостепных растений по сравнению с особями юга лесной зоны корневище в 1.2—1.3 раза короче, придаточные корни имеют меньшие длину и порядок ветвления. Следовательно, для растений *Geum aleppicum* характерна размерная поливариантность онтогенеза, выражающаяся в различной мощности и жизненности особей одной и той же возрастной группы в разных частях ареала.

Для особей более пластичного *Geum rivale*, по нашим данным, характерны следующие виды поливариантности онтогенеза: размерная, морфологическая (выражающаяся в разнообразии морфологических структур у особей на одном и том же этапе онтогенеза), временная (заключающаяся в различной скорости индивидуального развития особей), размножения и воспроизведения (проявляющаяся в разных способах размножения и их сочетании в различных условиях окружающей среды).

В условиях лесотундры по сравнению с особями лесной зоны растения формируют, как правило, на один розеточный лист больше; проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные особи имеют более короткие листья. В генеративный период растения образуют в 1.3 раза меньше генеративных побегов, длина которых в 1.3—1.5 раза ниже по сравнению с особями лесной зоны (табл. 1, 2). В 2—2.5 раза снижается семенная продуктивность, а всхожесть семян — в 1.7 раза. В подземной сфере главный и придаточные корни имеют меньшую длину, в 2—3 раза уменьшается длина главной оси корневища (14—23 см), что вызвано снижением годового прироста (1—1.5 см), увеличиваются диаметр и порядок ветвления корневища, все это способствует более плотному расположению парциальных кустов.

Уменьшение длины главной оси корневища связано, по-видимому, и с сокращением онтогенеза. По нашим данным, длительность прегенеративного периода в лесотундре существенно не изменяется и составляет около 3—5 лет: продолжительность ювенильного возрастного состояния увеличивается до 1 года, а имматурное и виргинильное состояния особи гравилата речного проходят в течение 2—4 лет. Происходит значительное сокращение длительности генеративного периода, который составляет от 10 до 15—18 лет. Общая продолжительность онтогенеза уменьшается в 1.5—2 раза и достигает 20—30 лет.

Результаты наших исследований биологии и онтогенеза *G. rivale* на северной границе ареала вполне согласуются с мнением Т. Г. Полозовой (1981), которая отмечает общие тенденции изменения габитуса травянистых растений при их продвижении в широтном направлении (с юга на север): усиление ветвления, уменьшение общих размеров растений, что, очевидно, связано с угнетением роста при низких температурах, а, возможно, и увеличением освещенности из-за редукции в фитоценозах верхних ярусов и пр.

На сокращение прегенеративного периода *G. rivale* в северных местообитаниях указывает Tajlor (1966; цит. по: Петухова, 2000).

По данным Л. В. Петуховой (2000), в условиях Московской обл. длительность прегенеративного периода у особей гравилата речного составляет от 4 до 8—9 лет, а общая продолжительность жизни — 60—65 лет. Молодые генеративные растения состоят из первичного и нескольких парциальных кустов. Таким образом, по мере увеличения континентальности климата у особей данного вида проявляются морфологическая и временнáя поливариантности онтогенеза.

В зависимости от экологических условий у *G. rivale* варьирует соотношение между семенным и вегетативным размножением: в лесной зоне в условиях избыточного увлажнения и на северной границе ареала в лесотундре преобладает семенное, в лесной зоне при влажности почвы около 28 % семенное и вегетативное находятся в примерно равных соотношениях, при влажности почвы менее 25 % преобладающим становится вегетативное.

Известно, что в основе поливариантности онтогенеза, как и любого другого фенотипического разнообразия, лежат генетический полиморфизм и модификационная изменчивость (Глотов, 1983; Трубина, 2001; Федоренко и др., 2001).

Если основное число хромосом для рода *Geum* равно 7, то *G. aleppicum* и *G. rivale* — гексаплоиды; набор хромосом у обоих видов равен 42 (Соколовская, Стрелкова, 1960; Крогулевич, Ростовцева, 1984; Пробатова и др., 2000).

В разных частях ареала, по нашим данным, для исследуемых видов характерен различный размах изменчивости по числу хромосом. У *Geum aleppicum* на юге лесной зоны (окр. г. Тюмени) диплоидный набор хромосом колеблется от 40 до 46, а на севере лесной зоны (окр. г. Сургут) — от 38 до 46, доля клеток с эуплоидным набором хромосом составила соответственно 43 и 29 % (табл. 3).

У особей *Geum rivale* в лесной зоне и в подзоне лесотундры доля эуплоидных клеток составила 35 и 50 % соответственно. Число хромосом варьирует в лесной зоне от 38 до 46, а в лесотундре — от 38 до 44 (табл. 3).

Таким образом, для обоих видов характерна умеренная внутрипопуляционная и незначительная межпопуляционная изменчивость по числу хромосом. Большая часть метафаз независимо от экологических условий содержит набор хромосом, равный 42. Это свидетельствует о сбалансированности хромосомного состава, достигнутого в процессе длительной эволюции, и отражает генотипические особенности видов. Приспособления гравилатов, речного и алеппского, нашедшие отражение в морфологических изменениях вегетативной и генеративной сфер особей, являются в большинстве своем различного рода модификациями.

Возрастной состав представляет собой одну из наиболее существенных характеристик популяции, определяющих ее способность к самоподдержанию и устойчивости (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976; Harper, 1977; Работнов, 1992, 1995; Bazzaz, 2001 и др.).

В ходе проведенных исследований гравилат алеппский был описан нами в следующих сообществах в лесной зоне: в щучково-черноголовково-земляничном (1), березняке гравилатно-черноголовковом (2), гравилатно-полевицевом (3), пыреево-полевицевом (4), мятликово-лютиковом (5); в подзоне лесостепи он был описан в березняках пыреево-чистотеловом (6) и смородиново-костяничном (7).

Возрастной спектр ценопопуляций этого вида существенно не меняется в зависимости от местообитания и влажности почвы, которая варьировала от 9 до 46 %. Популяции неполночленные, так как особи постгенеративного периода отсутствуют, имеют характер молодых нормальных, часто близки к инвазионным; максимум в них приходится на ювенильные, имматурные или виргинильные растения.

ТАБЛИЦА 3

Числа хромосом в клетках меристемы корня видов рода *Geum* в различных природных зонах Тюменской обл.

Числа хромосом		38	40	42	44	46
Geum aleppicum						
На юге лесной зоны	Число метафаз	—	6	9	3	3
	%	—	28.57	42.86	14.29	14.29
На севере лесной зоны	Число метафаз	5	4	6	5	1
	%	23.81	19.05	28.57	23.81	4.79
Geum rivale						
На юге лесной зоны	Число метафаз	2	5	7	5	1
	%	10.00	25.00	35.00	25.00	5.00
В лесотундре	Число метафаз	2	5	10	3	—
	%	10.00	25.00	50.00	15.00	—

Индекс возрастности варьирует от 0.08 до 0.18, а индекс эффективности — от 0.31 до 0.49 (табл. 4).

Внутрипопуляционная изменчивость численности особей гравилата алеппского разных возрастных состояний на различных учетных площадках в пределах одной трансекты определяется конкретными экологическими условиями и взаимным влиянием растений друг на друга (давление, затенение, корневая конкуренция, алеллопатия и др.). При сравнении численности особей некоторых возрастных групп в конкретных ценопопуляциях выявлены статистически достоверные отличия от средней видовой численности растений соответствующих возрастных состояний, что свидетельствует об умеренном влиянии экологических условий на возрастные спектры популяций гравилата алеппского. Наибольшему воздействию подвергаются ювенильные и имматурные особи, в меньшей степени — генеративные.

Структура ценопопуляций гравилата речного в ходе проведенных исследований изучена в различных местообитаниях и частях ареала в следующих сообществах: в лесной зоне — мятликово-разнотравно-хвощовом (1), рогозово-осоковом (2), лютиково-пыреево-клеверном (3), березняке гравилатно-снытевом (4), ежево-разнотравном (5), гравилатно-купальницевом (6), осиннике вейниково-костяничном (7); в подзоне лесотундры — в ивняках вейниково-купальницево-манжетковом (8), лисохвостово-разнотравном (9) и осоково-полевицевом (10).

Возрастной состав ценопопуляций *G. rivale* в отличие от *G. aleppicum* подвержен изменениям в зависимости от влажности почвы и природной зоны (табл. 5, 6).

В лесной зоне на затопляемом пойменном лугу нами описана инвазионная популяция, индекс возрастности составил 0.04; при влажности почвы 29—44 % на опушке березового леса индексы возрастности увеличиваются до 0.09—0.11 — популяции также имеют характер инвазионных. В этой же природной зоне при влажности почвы около 28 % в разреженных осиново-березовых лесах и на их опушках максимум особей в возрастном спектре смещается вправо, индекс возрастности увеличивается от 0.28 до 0.40, а индекс эффективности — до 0.35—0.40. Это молодые нормальные популяции. При влажности почвы менее 25 % в близких фитоценотических условиях индекс возрастности увеличивается до 0.44, индекс эффективности — до 0.52. Популяция характеризуется как зрелая нормальная.

На северной границе ареала в условиях лесотундры популяции гравилата речного обнаружены нами в ивняках в пойме р. Собь. Они имеют следующую структуру: наблюдается большое количество ювенильных растений при единичном присутствии имматурных, виргинильных и генеративных особей. Индекс возрастности варьирует от 0.04 до 0.07; следовательно, популяции инвазионные. Генеративные особи гравилата речного продуцируют достаточное количество семян, которые успешно прорастают, но молодые особи на ранних этапах онтогенеза погибают в массовых количествах (как правило, в ювенильном возрастном состоянии), что связано, по-видимому, с неблагоприятными условиями существования: низкой температурой зимой и коротким вегетационным периодом.

Межпопуляционная изменчивость возрастных спектров ценопопуляций данного вида выражена в большей степени, чем у гравилата алеппского. Это, видимо, связано с большей экологической пластичностью *Geum rivale* и резко проявляющимся влиянием экологических условий на возрастные спектры ценопопуляций. Наиболее чувствительными к условиям окружающей среды (климату, влажности и влагоемкости почвы и др.) являются особи прегенеративного периода, особенно ювенильные растения (табл. 5).

В условиях лесной зоны Тюменской обл. дефинитивными популяциями для гравилата алеппского являются молодые нормальные. Популяции гравилата реч-

ТАБЛИЦА 4

Возрастные спектры и численность особей *Geum aleppicum* различных возрастных состояний в ценопопуляциях

№ ценопопуляции•	Число особей различных возрастных состояний												Индекс возрастности	Индекс эффективности
	ювенильное		имматурное		виргинильное		молодое генеративное		зрелое генеративное		старое генеративное			
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%		
1	22	16.67	47	35.61	44	33.33	10	7.56	9	6.82	—	—	0.11	0.34
2	144	41.14*	55	15.71*	83	23.71	31	8.85	36	10.29	1	0.29	0.12	0.33
3	97	31.70	45	14.71*	98	32.03	37	12.09	29	9.48	—	—	0.13	0.37
4	22	25.88	24	28.24	18	21.18	7	8.23	14	16.47	—	—	0.15	0.39
5	23	13.77	42	25.15	46	27.54	26	15.57*	30	17.96*	—	—	0.18	0.47
6	3	2.25*	38	28.57	53	39.85	15	11.28	23	17.29	1	0.75	0.16	0.49
7	5	7.04	37	52.11*	23	32.39	2	2.82*	4	5.63	—	—	0.08	0.31

Примечание. * — различия со средней межпопуляционной статистически достоверны; • — названия сообществ, в которых изучались ценопопуляции, указаны в тексте.

ТАБЛИЦА 5

Абсолютная и относительная численность особей *Geum rivale* различных возрастных состояний в ценопопуляциях

Возрастное состояние	Число особей	№ изученной ценопопуляции•									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		Лесная зона							Лесотундра		
Ювенильное	абс.	50	139	14	97	56	18	13	91	20	104
	%	86.21	64.95	35.90*	77.60	42.42	16.22*	31.71*	88.35*	86.96*	92.04*
Имматурное	абс.	1	7	6	4	19	29	1	3	1	2
	%	3.45	3.27	15.38	3.20	14.39	26.13*	2.44	2.91	4.35	1.77
Виргинильное	абс.	3	31	14	4	7	9	1	2	—	3
	%	5.17	14.19	35.90*	3.20	5.30	8.11	2.44	1.94	—	2.65
Молодое генеративное	абс.	1	29	3	6	5	2	1	—	—	1
	%	1.72	13.55	7.69	4.80	3.79	1.80	2.44	—	—	0.88

ТАБЛИЦА 5 (*продолжение*)

Возрастное состояние	Число особей	№ изученной ценопопуляции•									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		Лесная зона							Лесотундра		
Зрелое генеративное	абс.	2	8	2	7	12	10	8	2	1	3
	%	3.45	3.74	5.13	5.60	9.09	9.01	19.51*	1.94*	4.35	2.65
Старое генеративное	абс.	—	—	—	4	18	11	10	—	1	—
	%	—	—	—	3.20	13.64	9.91	24.39	—	4.35	—
Субсенильное	абс.	—	—	—	3	15	32	7	5	—	—
	%	—	—	—	2.40	11.36	28.83	17.07	4.85	—	—

Примечание. * — различия со средней межпопуляционной статистически достоверны; • — названия сообществ, в которых изучались ценопопуляции, указаны в тексте (то же для табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Возрастные спектры и численность ценопопуляций *Geum rivale* в различных условиях

№ ценопопуляции•	Показатели почвы		Индекс возрастности	Индекс эффективности	Число особей					
	влажность	влагоемкость			прегенеративного периода		генеративного периода		постгенеративного периода	
					абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	—	—	0.04	—	55	94.83	3	5.17	—	—
2	43.59	69.32	0.09	—	177	82.71	37	17.29	—	—
3	37.95	77.40	0.10	—	34	87.18	5	12.82	—	—
4	29.16	72.70	0.11	—	105	84.00	17	13.60	3	2.40
5	26.05	63.45	0.28	0.35	82	62.12	35	26.52	15	11.36
6	28.26	65.10	0.40	0.40	56	50.45	23	20.72	32	28.83
7	24.65	63.87	0.44	0.52	15	36.59	19	46.34	7	17.07
8	—	—	0.07	—	96	93.20	2	1.94	5	4.85
9	34.81	58.15	0.07	—	21	91.30	2	8.70	—	—
10	35.78	59.68	0.04	—	109	96.46	4	3.54	—	—

ного в зависимости от условий существования становятся дефинитивными на разных стадиях своего развития: при относительно высокой влажности почвы или на северной границе ареала — это инвазионные или молодые нормальные популяции, с уменьшением влажности — зрелые нормальные ценопопуляции.

Горизонтальное распределение особей гравилата алеппского в ценопопуляциях носит равномерный характер, что определяется семенным размножением и моноцентрическим типом биоморфы вида. Размещение растений гравилата речного зависит от возрастности популяций: в инвазионных и молодых нормальных популяциях оно носит диффузный характер. Для зрелых нормальных популяций характерно гетерогенное распределение особей, что связано с преимущественно вегетативным размножением особей и неявнополицентрическим типом биоморфы вида.

Выводы

Короткокорневищные поликарпики *Geum aleppicum* и *G. rivale* по-разному реагируют на изменения окружающей среды на организменном уровне. Реакция экологически более пластичного гравилата речного выразилась в большей поливариантности онтогенеза — размерной, структурной, временнóй, размножения и воспроизведения. Для гравилата алеппского характерна только размерная поливариантность.

Реакция *G. rivale* на изменение условий окружающей среды на популяционном уровне проявляется в различной возрастности ценопопуляций и особенностях размещения растений. Пространственная и возрастная структура популяций *G. aleppicum* относительно стабильна в различных эколого-фитоценотических условиях.

Благодарности

Авторы выражают благодарность за методическую помощь и консультации Р. М. Цою и И. В. Пак.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. С. 300—350.

Воробьев С. А., Егоров В. Е., Киселев А. Н. и др. Практикум по земледелию. М., 1967. С. 61—105.

Воронцова Л. И., Заугольнова Л. Б. Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 555—562.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3—10.

Ермакова И. М. Онтогенез кровохлебки лекарственной *Sanguisorba officinalis* L. // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 160—167.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3—7.

Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 43. № 3. С. 361—374.

Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169—176.

Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б. Введение // Динамика ценопопуляций растений. М., 1985. С. 3—9.

Журбицкий З. И. Теория и практика вегетационного метода. М., 1968. С. 65—67.

Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98. Вып. 5. С. 100—108.

Крогулевич Р. Е., Ростовцева Т. С. Хромосомные числа цветковых растений Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1984. 286 с.

Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Томск, 1933. Вып. 7. С. 1536—1541.

Кучеров Е. В., Байкова Г. К., Гуфранова И. Б. Полезные растения Южного Урала. М., 1976. С. 94—95.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.

Любарский Л. Е., Полуянова В. И. Адаптивные механизмы ценопопуляций вегетативно-подвижных растений // Экология популяций. Тез. докл. Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1988. Ч. 1. С. 241—243.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. С. 287.

Петухова Л. В. Онтогенез гравилата речного // Биологическая флора Московской области. М., 2000. Вып. 14. С. 128—142.

Полевая практика по экологической ботанике. Саратов, 1981. С. 65—87.

Полозова Т. Г. Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 265—281.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М., 1950. Вып. 6. С. 3—240.

Работнов Т. А. К экспериментальному изучению фитоценотического состава фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 6. С. 69—77.

Работнов Т. А. Некоторые вопросы изучения диаспор растений в почвах природных фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100. Вып. 5. С. 69—76.

Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., 1973. С. 68—69.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.

Сказкин Ф. Д., Ловчиновская Е. И., Миллер М. С., Аникиев В. В. Практикум по физиологии растений. М., 1958. 339 с.

Смирнова О. В., Паленова М. М., Комаров А. С. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их ценопопуляций // Онтогенез. 2002. Т. 33. С. 5—15.

Соболевская К. А. Полезные растения Западной Сибири и перспективы их интродукции. Новосибирск, 1972. С. 187—188.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразиатской Арктике // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 6. С. 369—373.

Трубина М. Р. Эколого-генетическая структура изменчивости в популяциях скерды кровельной (*Crepis tinctorum* L.) // Экология. 2001. № 1. С. 38—43.

Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Федоренко О. М., Савушкин А. И., Олимпиенко Г. С. Генетическое разнообразие природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Карелии // Генетика. 2001. № 2. С. 223—229.

Ценопопуляции растений. М., 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений. М., 1988. 183 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. С. 130—184.

Шестакова Э. В., Смоляк О. В., Егорова Н. А. Онтогенез медуницы неясной (*Pulmonaria obscura* Dumort.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 168—173.

Bazzaz F. A. Plant biology in future // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2001. Vol. 98. N 10. P. 5441—5445.

Fenster C. B., Galloway L. F. Population differentiation in annual legume: genetic architecture // J. Org. Evolution. 2000. Vol. 54. N 4. P. 1157—1172.

Galloway L. F., Fenster C. B. Population differentiation in an annual legume: local adaptation // J. Org. Evolution. 2000. Vol. 54. N 4. P. 1173—1181.

Harper J. L. Population Biology of Plants. Academic Press, 1977. 857 p.

Rawald W. Pflanze, Umwelt und Natur. Jena, 1959. S. 247—259.

SUMMARY

The ontogenesis of *Geum aleppicum* and *G. rivale* in Western Siberia is described. *G. rivale* is more ecologically plastic on the individual level, and its response is expressed in dimensional, structural, temporal, reproduction types of polyvariance of the plant ontogenesis. For *G. aleppicum*, only the dimensional polyalternativeness is typical. The scope of variability in chromosome number in various coenopopulations is determined. The average chromosome number of both species is 42. The degree of heterogeneity of populations in age and spatial structure is established depending on soil humidity in a natural zone and from climatic conditions in various zones. There are normal populations of *G. rivale* in the conditions close to optimum. The invasive populations are formed in unfavorable conditions. The disposition of plants in the invasive and young normal populations has a diffuse character; in the mature normal populations has the heterogeneous one. Certain populations of *G. aleppicum* in the southern forest zone and in the forest-steppe have characters of young normal ones. The horizontal distribution of individuals has a uniform character.

УДК 582.842.3 : 581.332 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© О. А. Гаврилова

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *VIOLACEAE*

O. A. GAVRILOVA. POLLEN MORPHOLOGY OF SOME GENERA OF *VIOLACEAE* FAMILY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: olgabin@rambler.ru
Поступила 31.01.2004
Окончательный вариант получен 02.06.2005

С помощью светового и сканирующего электронного микроскопов исследована пыльца 16 видов из 8 родов подсем. *Violoideae* (сем. *Violaceae*). Пыльцевые зерна видов рода *Viola* средних или крупных размеров, 3-4-5-6-бороздно-оровые, сфероидальные или эллипсоидальные с микроперфорированной поверхностью; у некоторых видов встречаются пыльцевые зерна с разным количеством апертур. Пыльцевые зерна представителей родов *Agatea*, *Hybanthus*, *Melicytus*, *Noisettia*, *Schweiggeria* — 3-бороздно-оровые, мелкие или средние, с микроперфорированной экзиной. У двух видов из родов *Amphirrhox* и *Paypayrola* обнаружен уникальный для этого семейства тип пыльцы: билатерально симметричный, двухпоровый. Обсуждается положение родов в семействе, а также наличие 2-апертурных пыльцевых зерен в семействах из разных частей филогенетической схемы двудольных.
Ключевые слова: пыльца, морфология, апертуры, двухпоровые, двудольные, *Agatea*, *Amphirrhox*, *Hybanthus*, *Melicytus*, *Noisettia*, *Paypayrola*, *Schweiggeria*, *Viola*, *Violaceae*.

Широко распространенное обширное сем. двудольных *Violaceae* Batsch, согласно системе А. Л. Тахтаджяна (1987), состоит из 29 родов и около 900 видов и подразделяется на 2 различных по количеству таксонов подсемейства: содержащее подавляющее большинство родов и видов — *Violoideae* — и небольшое, включающее только один род *Leonia* — *Leonioideae*. Род *Fusispermum* Cuatrecasas некоторые авторы (Hekking, 1988) выделяют в третье монотипное подсемейство.

Пыльца представителей семейства, за исключением пыльцы рода *Viola*, исследована крайне слабо. Сведения о строении пыльцевых зерен фиалковых представлены в региональных палинофлорах (Heusser, 1971; Presting et al., 1983; Roubik, Moreno, 1991; Selling, 1947) либо приведены в палиноморфологических работах при сравнении с пыльцевыми зернами представителей других семейств (Pozhidaev, 2000). С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены пыльцевые зерна 55 образцов из 43 видов рода *Viola* флоры Восточной Европы и Кавказа (Ни-

китин, 1996). Результаты исследований морфологии и полиморфизма пыльцы отдельных видов фиалок, полученные с использованием светового микроскопа, представлены в работах I. Dajoz (1990), W. и E. Mullenders (1957), A. Pettet (1964).

Цель настоящего исследования — изучение морфологии пыльцы представителей сем. *Violaceae* и на основе этого филогенетический анализ палинологических характеристик пыльцевых зерен, в особенности двухпоровых пыльцевых зерен.

Нами исследованы пыльцевые зерна 16 представителей подсем. *Violoideae*. Это подсемейство состоит из двух триб: *Violeae* Ging. и *Rinoreae* Reiche et Taubert. Виды трибы *Violeae*, главным образом травянистые, реже древесные растения с зигоморфными цветками, распространены по всему земному шару. Из числа представителей *Violeae* нами изучена пыльца 9 видов наиболее многочисленного рода *Viola* L., представленного главным образом травянистыми формами и произрастающего, в большинстве своем, в умеренных областях, и 4 видов, относящихся к тропическим древесным родам: *Agatea* A. Gray, *Hybanthus* Jack, *Noisettia* Auth, *Schweiggeria* Spreng. Представители трибы *Rinoreae* — деревья, реже кустарники с более или менее актиноморфными цветками — распространены во всех тропических областях земного шара. Пыльцевые зерна 3 видов этой трибы (из родов *Amphirrhox* Spreng., *Melicytus* Forsk., *Paypayrola* Aublet) включены в настоящее исследование.

Материал и методика

В работе использован как гербарный материал Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) (LE), так и материал из оранжерей его Ботанического сада.

Исследованы следующие образцы:

Amphirrhox longifolia (A. St. Hil) Spreng.: Brasil, Mandioca (?), sine data, sine N, Riedel; *Agatea violaris* A. Gray: Fiji Islands, 1879, J. Horne; *Hybanthus calceolaria* (L.) G. K. Schulze: Brasilia, Parana, Jagnariahyva, in campo, 1910, N 10430, P. Dusen; *Melicytus ramiflorus* Forsk.: In the neighbourhood of Wellington, New Zealand, 1850, N 68, T. S. Ralph; *Noisettia orchidiflora* (Rugge) Ging.: Brasilia, 1894, N 20650, Glazion; *Paypayrola grandiflora* Tulame: Brasilia; Prov. Rio Negro, Barra, 1851, N 179, R. Spruce; *Schweiggeria fructicosa* Spreng.: Brasilia, Rio Janeiro, 1832, N 72, sine coll., *Viola alba*[1] Bess.: Сев. Кавказ, Минеральные Воды, 22 IV 1954, Г. Непли; *V. arguta* H. B. R. Schults.: Peru, [Dep. of Amazonas,] Chachpoyas, 21 VI 1964, P. C. Hutchinson, J. K. Wright; *V. arvensis* Murr.: Finland, 07 VI 1976, R. Tuomikosko; *V. biflora* L.: Norvegia, 15 VII 1961, P. Jokela, *V. cinerea* Boiss.: Iran, 21 III 1976, N 256, M. H. Bokhart, P. Wendelbo; *V. orthoceras* Ledeb.: Абхазия, 23 VII 1937, П. С. Панютин; *V. reichenbachiana* Jord.: 24 V 1959, sine coll.; *V. tricolor* L.: 1901, G. Porner; *V. hederacea* Labill.: оранжереи БИН РАН, 1997, О. А. Гаврилова.

Пыльцевые зерна исследовались с помощью светового (СМ) и сканирующего (СЭМ) электронного микроскопов. Обработка препаратов для светового микроскопа проведена по методу G. Erdtman (1952). Изучение на сканирующем электронном микроскопе выполнено в кабинете электронной микроскопии лаборатории палеоботаники БИН РАН.

Для работы также использовались материалы палинологической иконотеки лаборатории палинологии БИН, собираемой Д. Б. Архангельским с 1965 г. (Архангельский, 1982а), споротеки лаборатории БИН РАН и коллекции световых препаратов пыльцевых зерен А. Е. Пожидаева, хранящейся в той же лаборатории.

---

[1] В. В. Никитин (1998) использует для этого вида название *Viola dehnhardtii* Tenore. Мы приводим название, данное на гербарной этикетке и традиционно используемое в кавказских «Флорах...», не обсуждая вопросы номенклатуры этого вида.

Результаты и обсуждение

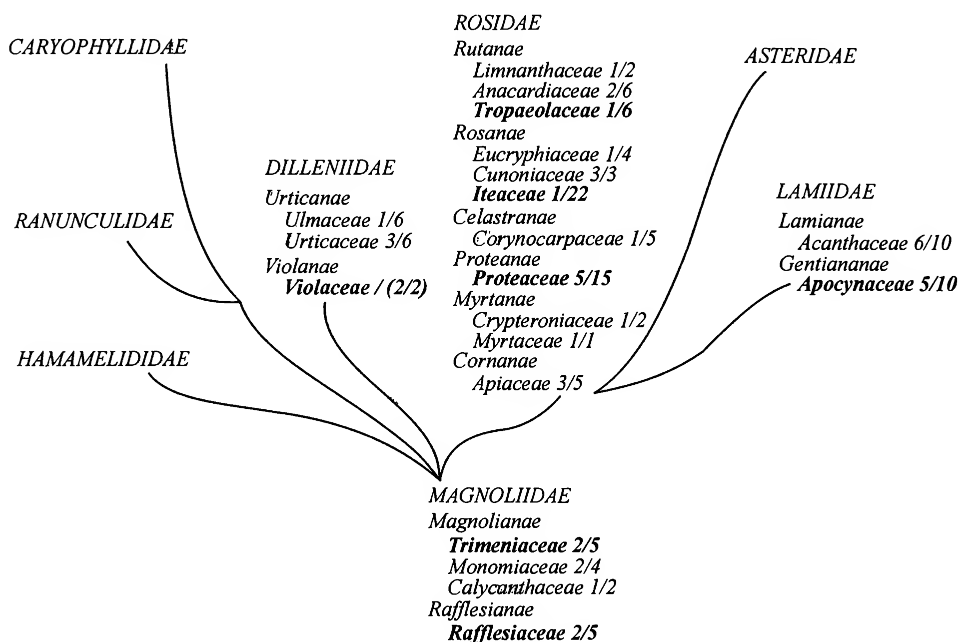
Пыльцевые зерна исследованных представителей фиалковых — главным образом сфероидальные или эллипсоидальные, мелкого или среднего размера (13—34 × 15—36 мкм), у представителей подрода *Melanium* (Ging.) Peterm. рода *Viola* встречаются крупные пыльцевые зерна (51—70 × 45—66 мкм), меридионально-3-4-5-6-бороздно-оровые, в очертании с полюса — округлые или 3-4-5-угольные, с экватора — округлые или овальные либо прямоугольные. Пыльцевые зерна родов *Agatea*, *Hybanthus*, *Melicytus*, *Noisettia*, *Schweiggeria* — только 3-бороздно-оровые (табл. I, *1—3*). Поверхность пыльцевых зерен всех изученных видов микроперфорированная (табл. II, *6*, *8*). Экзина тонкая, тектатная, эктэкзина столбиковая. Для видов рода *Viola* характерны большой разброс размеров пыльцы и наличие пыльцевых зерен с разным количеством апертур в одном образце (табл. II, *1—3*). Встречаются также синкольпатные пыльцевые зерна. У видов подрода *Melanium* основной апертурный тип 4-бороздно-оровый, либо 5-бороздно-оровый, а для других групп видов рода характерны 3-бороздно-оровые пыльцевые зерна, причем количество отклоняющихся от основного типа зерен может достигать 60, а у гибридов может составлять 80—95 %. Среди исследованных нами видов наибольшее разнообразие пыльцы (до 70 % отклоняющихся форм) обнаружено у вида *V. hederacea*, произрастающего в оранжереях БИН РАН. Некоторые авторы (Никитин, 1996; Dajoz, 1990; Mullenders, 1957) установили различие отдельных видов рода *Viola* по процентному соотношению 4- и 5-апертурных пыльцевых зерен, а в некоторых случаях и по процентному соотношению 3-4-5-6-апертурных пыльцевых зерен. Поверхность пыльцы фиалок микроперфорированная, с четким рисунком и с многочисленными часто расположенными перфорациями, диаметр которых меньше 0.1 мкм (табл. II, *6*). Иногда микроперфорации расположены в извилинах, либо, сливаясь, образуют извилистые желобки. По данным Никитина (1996), у отдельных видов рода *Viola* поверхность мезокольпиума может быть также мелкозернистой, складчатой или бугорчатой. Поверхность борозд гладкая или бугорчатая.

Однако у двух видов фиалковых — *Amphirrhox longifolia* и *Paypayrola grandiflora* — нами обнаружен совершенно уникальный для представителей этого семейства тип пыльцы: билатерально симметричный, двухспоровый (табл. I, *4*, *5*; табл. II, *7*). Зерна имеют вид «бочонка», на полюсах которого расположены поры. Поры большие, окруженные «валиками», с гладкой поверхностью мембраны. Экзина тонкая, тектатная, эктэкзина столбиковая. Поверхность экзины микроперфорированная (табл. II, *8*).

Таким образом, для сем. *Violaceae* характерны следующие апертурные типы пыльцы: 3-бороздно-оровый (*Agatea*, *Hybanthus*, *Melicytus*, *Noisettia*, *Schweiggeria*), 3-4-5-(6)-бороздно-оровый (*Viola*), 2-поровый (*Amphirrhox*, *Paypayrola*). У представителей рода *Rinorea* Aublet помимо 3-бороздно-орового апертурного типа, встречаются также 3-бороздный и 3-многопоровый типы пыльцевых зерен (Гаврилова, Токарев, 2003).

По литературным сведениям и данным палинологической иконотеки (Архангельский, 1982б), среди двудольных двухапертурный тип пыльцевых зерен встречается крайне редко. Он отмечен лишь у отдельных представителей разных порядков. Обнаруженные нами пыльцевые зерна наибольшее сходство имеют с пыльцой рода *Piptocalyx* Torr., отдельных видов рода *Trimenia* Seem. (*Trimeniaceae*), половины видов рода *Tropaeolum* L. (*Tropaeolaceae*), большинства видов рода *Alyxia* Banks ex R. Br. (*Apocynaceae*), отдельных видов родов *Cytinus* L. и *Mitrastemon* Maki-

по (*Rafflesiaceae*), рода *Itea* L. (*Saxifragaceae*), большинства видов рода *Adenanthos* Labill., *Banksia* Forst., *Dryandra* R. Br., *Grevillea* Knight (*Proteaceae*). Указанные представители относятся к совершенно различным по систематическому положению порядкам цветковых. Двухпоровые пыльцевые зерна встречаются у отдельных видов в тех семействах, где у подавляющего большинства представителей пыльца трех- или многопоровая. Просмотр образцов пыльцы 10 видов сем. *Tropaeolaceae* показал наличие 5 видов с только двухпоровыми пыльцевыми зернами палочковидной, гантелеобразной или бочонковидной формы, 2 видов с двух-трехпоровыми пыльцевыми зернами гантелеобразной формы и 3 видов с трех-многопоровыми пыльцевыми зернами. Двухапертурные пыльцевые зерна у отдельных видов отмечаются также в семействах с наличием характерных 3-бороздных или 3-бороздно-оровых, либо спирально-однобороздных пыльцевых зерен. Иногда систематики выделяли роды с двухапертурными пыльцевыми зернами (в том числе и на основании строения пыльцы) в отдельные семейства (*Iteaceae* J. G. Agardh, *Baueraceae* Lindley, *Cytinaceae* Brongniart, *Mitrastemonaceae* Makino), либо подсемейства (например, подсем. *Grevilleoideae* в сем. *Proteaceae*), или трибы, однако в большинстве случаев такие роды других отличий не имеют и таксономически не обособляются. Эволюционно некоторые палинологи выводят образование двухапертурных пыльцевых зерен от 3-бороздно-поровых, указывая, что это отдельная, изолированная линия эволюции билатерально симметричных пыльцевых зерен (Агабабян, 1964), или от дистально-лучевых с тремя лучами (Архангельский, 1982б), или от однобороздных (Chanda et al., 1979), или спирально-однобороздных (Pozhidaev, 1998). При изучении одно- и двухапертурной пыльцы примитивных двудольных и однодольных (Chanda et al., 1979) выделено 11 палинологических ти-



Филогенетическая схема подклассов двудольных растений (А. Л. Тахтаджян, 1987 — публикуется с разрешения автора).

Указаны семейства, в которых встречаются виды (цифрами обозначены количество родов/количество видов) с двухапертурными пыльцевыми зернами. Жирным шрифтом выделены семейства с двухпоровым типом пыльцы, очень сходным с обнаруженным нами типом у двух видов фиалковых *Amphirrhox longifolia* и *Paypayrola grandiflora*.

пов в зависимости от положения пыльцевых зерен в тетрадах и их полярности. Отмечено, что очень трудно определить эти типы в состоянии монад. Следовательно, виды с морфологически похожими пыльцевыми зернами не всегда действительно родственны друг другу. По литературным данным, двухапертурная пыльца встречается и среди продвинутых семейств двудольных вплоть до представителей порядков *Urticales* и *Scrophulariales* (см. рисунок). Роды *Amphirrhox* и *Paypayrola* образуют подтрибу *Paypayrolinae* (Hekking, 1988; Melchior, 1925), относящуюся к трибе *Rinoreeae*. Наличие двухпоровых пыльцевых зерен у представителей каждого рода подтверждает правильность их объединения в подтрибу. Однако обнаруженный нами морфологический тип пыльцы у видов родов *Amphirrhox* и *Paypayrola* уникален как для семейства, так и для порядка *Violales* и надпорядка *Violanae* (см. рисунок).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49883).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агабабян В. Ш. Эволюция пыльцы в порядках *Cunnoniales* и *Saxifragales* в связи с некоторыми вопросами их систематики и филогении // Изв. Акад. наук АрмССР. Биологические науки. 1964. Т. 17. С. 59—72.

Архангельский Д. Б. Палинологическая иконотека, ее цели и задачи // Бот. журн. 1982а. Т. 67. № 5. С. 667—671.

Архангельский Д. Б. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн. 1982б. Т. 67. № 7. С. 890—897.

Гаврилова О. А., Токарев П. И. Морфология пыльцы азиатских и американских видов рода *Rinorea* (семейство *Violaceae*) // Ботанические исследования в Азиатской России. Матер. XI съезда РБО, Барнаул, 2003. Т. 2. С. 35—36.

Никитин В. В. Род *Viola* L. флоры Восточной Европы и Кавказа: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1996. 446 с.

Никитин В. В. Фиалки (*Viola* L., *Violaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 1998. Т. 31. С. 202—231.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Chanda S., Ghosh K., Nilson S. On the polarity and tetrad arrangement in some mono- and diaperturate angiosperm pollen grains // Grana. 1979. Vol. 18. N 1. P. 21—31.

Dajoz I. Polymorphisme morphologique chez le pollen et la fleur de *Viola diversifolia* (Gingins) Becker // Bull. Soc. Bot. Fr. 1990. T. 137. N 2. P. 148—150.

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm, 1952. 539 p.

Hekking W. H. A. Violaceae. Part 1 — *Rinorea* and *Rinoreocarpus*. Flora Neotropica. Monograph 46. New York, 1988. P. 1—207.

Heusser C. J. Pollen and spores of Chili. Modern types of *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. Tuczon. Ariz., 1971. 167 p.

Melchior H. Violaceae // Engler H. G. A., Prantl K. ZA. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2. 1925. Leipzig—Berlin. Bd 21. S. 329—377.

Mullenders W. E. Notulae palinologitae. I. Les pollen de *Viola tricolor* L. et de *Viola maritima* Schweigg. // Bull. Soc. Bot. Beelg. 1957. T. 90. Fasc. 1. P. 5—12.

Pettet A. Studies of British pansies. I. Choromosome numbers and pollen assemblances // Watsonia. 1964. Vol. 6. Pt. 1. P. 39—50.

Pozhidaev A. E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // Rew. Palaeob. Palyn. 1998. Vol. 104. P. 67—83.

Pozhidaev A. E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperturate geometry // Rew. Palaeob. Palyn. 2000. Vol. 109. P. 235—254.

Presting D., Straka H., Friedrich B. Palynologia Madagassica et Mascareuica // Abh. Akad. Wiss. Match. Natur. Kl. tropisch und subtropisch Pflanzen Welt. 1983. Bd 44. 93 S.

Roubik D. W, Moreno J. E. Pollen and spores of Barro Colorado Islands // Monog. Sys. Bot. Missouri Bot. Gard. 1991. Vol. 36. 270 p.

Selling O. Studies on Hawaiian pollen statistics. Pt. 2. The pollen of the Hawaiian phanerogams. Goteborg, 1947. 430 p.

SUMMARY

Pollen of 16 species of 8 genera of the subfamily *Violoideae* (*Violaceae*) was studied with light and scanning electron microscopes. The pollen grainsof *Viola* species are medium or large, 3-4-5-6-colporate, spheroidal or ellipsoidal, microperforate. The pollen grains with various aperture number are often found in the same species. The pollen grains of *Agatea*, *Hybanthus*, *Melicytus*, *Noisettia*, *Schweiggeria* are 3-colporate, small or medium, microperforate. Two species, *Amphirrhox longifolia* and *Paypayrola grandiflora*, have diporate and bilaterally symmetrical pollen grains. The position of these genera in the *Violaceae* is discussed. The diaperturate pollen is very rare in dicotyledons; the occurrence of diaperturate pollen types in dicotyledonous families is demonstrated.

УДК 581.1 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© **О. Д. Быков**

ФОТОДЫХАНИЕ И ОСТАТОЧНОЕ ДЫХАНИЕ НА СВЕТУ ЛИСТЬЕВ ЗЕМЛЯНИКИ ДО И ПОСЛЕ ТЕПЛОВОЙ ЗАКАЛКИ

O. D. BYKOV. PHOTORESPIRATION AND RESIDUAL RESPIRATION IN LIGHT OF STRAWBERRY LEAVES (*FRAGARIA VESCA*, *ROSACEAE*) BEFORE AND AFTER HEAT HARDENING

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург ул. Проф. Попова, 2
E-mail: obykov@OB2955.spb.edu
Поступила 26.05.2005

Инфракрасным газоанализатором в закрытой системе исследованы температурные кривые дыхания на свету листьев незакаленных (контроль) и закаленных растений земляники (*Fragaria vesca* L.). Сформулирована гипотеза, согласно которой температурная кривая фотодыхания по CO_2 аналогична кривой фотосинтеза с учетом различий в энергии активации этих процессов. Проведен анализ температурного изменения углекислотного компенсационного пункта (УКП) до и после тепловой закалки растений и определены численные значения его компонент — УКП фотодыхания и УКП остаточного дыхания на свету. Рассчитаны температурные кривые фотодыхания и остаточного дыхания до закалки и после нее. Обнаружено, что после закалки уменьшалась разность энергии активации фотодыхания и фотосинтеза и по сравнению с контролем возрастал уровень фотодыхания в области супероптимальных для фотосинтеза температур (35—45 °С).

Температурные кривые фотодыхания и остаточного дыхания на свету по своему виду, функциональным и количественным характеристикам в ответ на тепловой стресс изменялись различным образом. Температурная зависимость фотодыхания имела вид одновершинной кривой, максимум которой у закаленных растений по сравнению с положением максимума у контрольных растений был смещен примерно на 5 °С в сторону высоких температур. Температурная кривая остаточного дыхания имела вид экспоненты, скорость роста которой после закалки замедлялась. В супероптимальной области температур остаточное дыхание закаленных растений было в 1.5—2 раза ниже, чем контрольных. Сопоставление показателей CO_2-газообмена привело к заключению, что тепловой стресс незакаленных растений сопровождается значительным подавлением фотосинтеза и фотодыхания, увеличением разности их энергии активации, усилением остаточного дыхания на свету, возрастанием УКП и той его части, которая соответствует остаточному дыханию. Тепловая закалка вносит существенные коррективы в проявления стресса, ослабляя названные эффекты. Как адаптивная реакция растения, она, по-видимому, сопровождается такими внутренними перестройками растительной клетки, которые снижают энергию активации жизненных процессов и тем самым повышают устойчивость растений к абиотическим факторам среды.

Ключевые слова: *Fragaria vesca* L., тепловая закалка, фотосинтез, фотодыхание, остаточное дыхание на свету, углекислотный компенсационный пункт, температурные кривые, энергия активации.

Ранее (Быков и др., 2005) нами были представлены и частично обсуждены результаты исследования температурных зависимостей показателей CO_2-газообмена неотделенных листьев земляники до и после воздействия на целое растение закаливающей температурой (42 °С в течение 3 ч). Анализ экспериментальных данных позволил количественно охарактеризовать влияние тепловой закалки растений на ход температурных кривых константы скорости фотосинтеза, УКП, скорости дыхания на свету и в темноте. В частности, выявлено, что после тепловой закалки температурная кривая дыхания на свету характеризовалась более высоким подъемом, в то время как кривая дыхания в темноте, наоборот, после закалки с повышением температуры возрастала медленнее. Этот результат в виде соотношения скоростей процессов на свету (*А*) и в темноте (*Б*) представлен на рис. 1. Сходство с изменением температурных кривых дыхания на свету под влиянием закалки наблюдалось в поведении температурных кривых фактического (истинного) фотосинтеза (PS). Хотя в последнем случае процесс ассимиляции CO_2 после достижения максимума с дальнейшим повышением температуры шел на убыль (рис. 2, *А*), скорость его у закаленных растений (*2*) в области супероптимальных температур была выше, чем у контрольных (*1*). В результате отношение PS(*2*)/PS(*1*) в этой области температур было выше единицы (рис. 2, *Б*). На основании полученных данных была выдвинута гипотеза, что закалка не только усиливает фотосинтез в супероптимальной области температур, но параллельно с ним и фотодыхание и что именно этот процесс превалирует в дыхании на свету в листьях *Fragaria vesca* (Быков и др., 2005).

В настоящей работе это предположение проверено путем более детального изучения температурных кривых дыхания на свету у контрольных и закаленных растений. Были учтены определенные трудности решения данного вопроса, обусловленные тем, что дыхание на свету представляет собой сложный процесс, состоящий из фотодыхания и «остаточного» дыхания. Термин «остаточное» в данной работе использован вместо терминов «темновое» (Филиппова и др., 1982; Atkin et al., 1997; Лайск и др., 1998), «темновое модифицированное» (Мурей, Рахманкулова, 1990), «митохондриальное» (Лайск, 1977; Haupt-Herting et al., 2001), «нефотореспираторное митохондриальное» (Atkin et al., 1997, 2000) дыхание на свету, которыми обозначают разность (остаток) между суммарным дыханием на свету и фотодыханием.

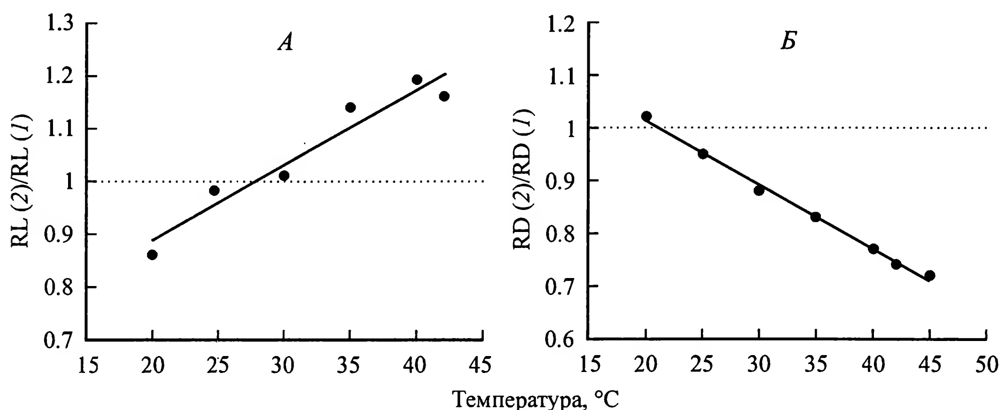


Рис. 1. Температурная зависимость отношения дыхания на свету (*А*) и в темноте (*Б*) закаленных и контрольных растений *Fragaria vesca*.

1 — контрольные и *2* — закаленные растения. RL — дыхание на свету, RD — дыхание в темноте.

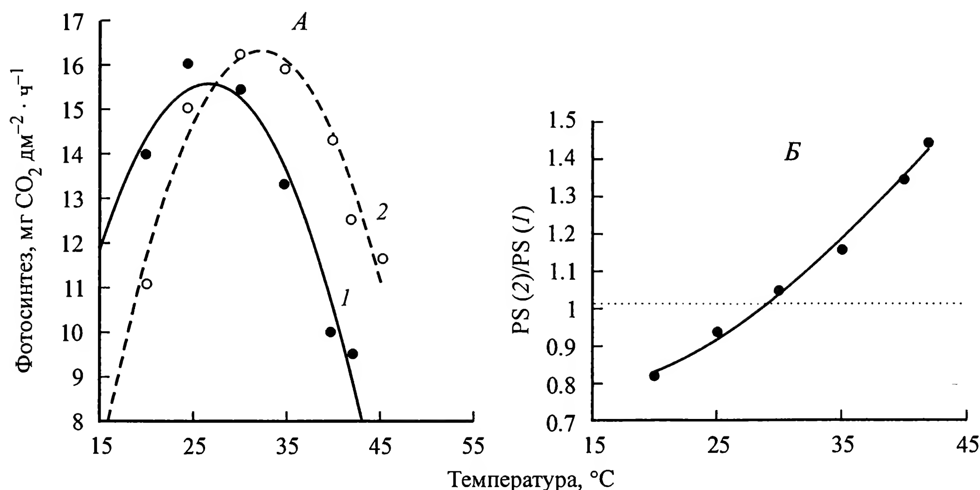


Рис. 2. Температурные кривые истинного фотосинтеза до и после закалки (*А*) и соотношение фотосинтеза закаленных и контрольных растений (*Б*).

PS — истинный фотосинтез. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Фотодыхание, как известно (Степанова, Шумилова, 1980; Мокроносов, Гавриленко, 1992), связано с фотосинтезом тремя особенностями углеродного метаболизма: 1) общим исходным субстратом карбоксилирования и оксигенирования — D-рибулозо-1.5-бисфосфатом (РуБФ); 2) общим ферментом, катализирующим переработку РуБФ при фотосинтетическом связывании CO_2 и при окислении РуБФ молекулярным кислородом, — рибулозобисфосфаткарбоксилазой-оксигеназой (Рубиско, ЕС 4.1.1.39); 3) конечным продуктом фотодыхания, включаемым в восстановительный цикл Кальвина, — 3-фосфоглицератом.

Фотодыхание — определенный биохимический процесс, последовательно происходящий в хлоропластах, пероксисомах и митохондриях, и через пероксисомы замыкающийся в хлоропластах (Мокроносов, Гавриленко, 1992; Медведев, 2004).

Остаточное дыхание также связано с фотосинтезом (Быков, 1985; Мамушина и др., 1997) хотя и менее определенным образом, особенно в количественном отношении. Данные о температурной зависимости фотодыхания и остаточного дыхания на свету немногочисленны (Лайск и др., 1998, Atkin et al., 2000), о чем можно судить по литературе, специально посвященной дыханию растений (Головко, 1999; Семихатова, Чиркова, 2001). Полностью отсутствуют в литературе данные о влиянии тепловой закалки на компоненты дыхания на свету. Принято считать, что при низких концентрациях кислорода (ниже 2 %) фотодыхание в значительной мере подавлено, а остаточное дыхание, как и дыхание в темноте, сохраняется неизменным (Степанова, Шумилова, 1980; Мокроносов, Гавриленко, 1992).

На этом обычно строят методику их разделения (Лайск, 1977; Atkin et al., 2000; Быков, Сахаров, 1980). Однако, есть данные о том, что остаточное дыхание на свету нельзя полностью отождествлять с дыханием в темноте не только в количественном, но и в качественном отношении (Мурей, Рахманкулова, 1990, Мамушина и др., 1997). В данной работе разделение дыхания на свету на его компоненты проведено аналитическим путем, основываясь на результатах изучения кинетики температурных кривых CO_2-газообмена (Быков и др., 2005), и на отмеченном выше сопряжении процессов фотосинтеза и фотодыхания.

Материал и методика

Работу проводили на 1—1.5-летних растениях *Fragaria vesca* L. ремонтантного сорта Александрия, выращенных из семян в оранжерее при температуре 15—20 °С. Тепловую закалку растений создавали помещением их на 3 ч в микроклиматическую камеру на слабом свету при температуре 42 °С. Опыты проводили на полностью развитых неотделенных от растений листьях (один и тот же лист в каждом опыте). CO_2-газообмен изучали с помощью инфракрасного газоанализатора ГИАМ-5М (Смоленский завод средств автоматики) в условиях закрытой системы (Быков и др., 2005) при определенной температуре, интенсивном перемешивании воздуха в листовой камере и освещенности на уровне листа 60—70 клк. Температуру листа задавали в интервале 20—45 °С с шагом 2—5 °С. Обычно в течение опыта получали 10 температурных кривых CO_2-газообмена на свету: 3 — за неделю до закалки, 1 — сразу после закалки, 3—4 кривых — в первую неделю после закалки и 3 — во вторую неделю. Всего было проведено 4 опыта и получено в общей сложности 43 кривых, содержащих температурные зависимости параметров CO_2-газообмена: 1) константы скорости фотосинтеза, 2) дыхания на свету, 3) УКП.

Расчет этих параметров проводили, пользуясь компьютерной программой, составленной на основе результатов проведенного нами ранее исследования (Быков, 1986). Разделение дыхания на свету на фотодыхание и остаточное дыхание осуществляли по приведенным ниже формулам, исходя из известных данных о сопряженности фотосинтеза и фотодыхания. Для разделения дыхания на свету на его компоненты были проанализированы температурные зависимости УКП в координатах Аррениуса (зависимость логарифма УКП от обратной величины абсолютной температуры). Линейный участок такой зависимости отвечал той части УКП (Г — в формулах), которая была ответственна за фотодыхание ($Г_{PR}$). Разность $Г—Г_{PR}$ использовали для нахождения УКП остаточного дыхания ($Г_{RR}$). Компоненты фактического дыхания на свету (RL) — фотодыхание (PR) — и остаточное дыхание (RR) рассчитывали затем как произведение константы скорости фотосинтеза (k_1) на соответствующую часть УКП. Математическую обработку данных опытов проводили по всему объему полученной информации, пользуясь общепринятыми методами, в частности, используя компьютерную программу статистической обработки «STADIA». Индивидуальные погрешности определения измеренных величин обычно составляли около 5 % и редко превышали 10 %. Биологический разброс данных опытов был в 2—3 раза больше, хотя отмеченные в работе закономерности по влиянию тепловой закалки на исследуемые показатели CO_2-газообмена в разных опытах качественно совпадали.

Результаты и обсуждение

Анализ температурных кривых УКП в координатах Аррениуса выявил 2 их особенности. Во-первых, кривые на участке 20—30 °С спрямлялись. Во-вторых, угол наклона кривых к оси абсцисс на этих участках до и после закалки был неодинаков (рис. 3). Эти экспериментальные факты были использованы для разделения УКП на его компоненты у контрольных и закаленных растений, а также для расчета соответствующих температурных кривых фотодыхания и остаточного дыхания. Разделение УКП на его компоненты осуществляли по результатам математической формализации взаимосвязи фотосинтеза и фотодыхания.

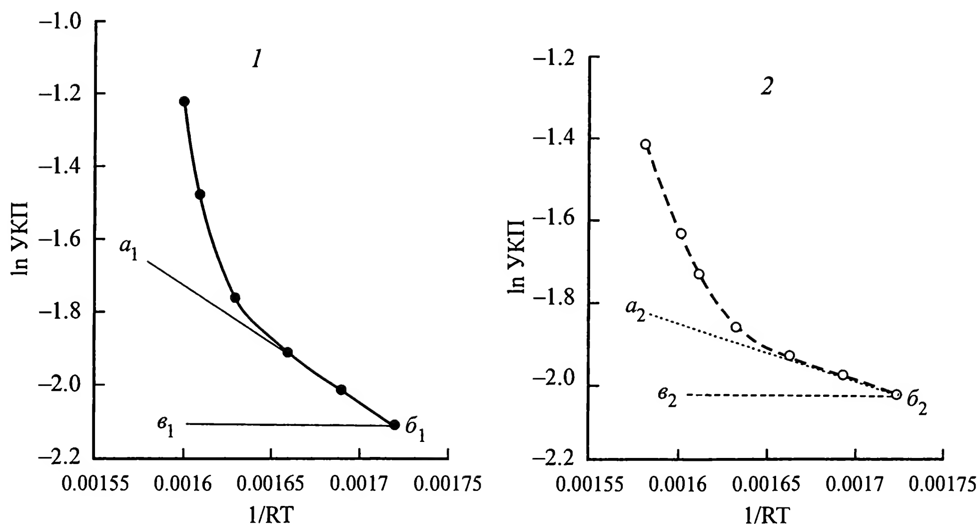


Рис. 3. Зависимость УКП листа в координатах Аррениуса.

$а_1б_1в_1$ и *$а_2б_2в_2$* — углы, образованные прямолинейными участками кривых с осью абсцисс до закалки (*1*) и после закалки (*2*); R — газовая постоянная; T — абсолютная температура.

Обратимся к выводу необходимых формул. По-видимому, есть все основания считать (Лайск, 1977), что непосредственным субстратом для реакций карбоксилирования и оксигенирования РуБФ при фотосинтезе и фотодыхании служит активированный комплекс РуБФ—Рубиско (РуБФ*). Тогда истинную кинетику фотосинтеза (PS*) и фотодыхания (PR*) можно записать сходным образом:

$$PS^* = b_1[\text{РуБФ}^*][CO_2^*]\exp(-E_{PS}/RT),$$

$$PR^* = b_2[\text{РуБФ}^*][O_2^*]\exp(-E_{PR}/RT),$$

где b_1 и b_2 — коэффициенты, в прямых скобках — концентрации реагирующих веществ в местах карбоксилирования и оксигенирования РуБФ*, $\exp(-E_{PS}/RT)$ и $\exp(-E_{PR}/RT)$ — экспоненциальные члены, отражающие зависимость кинетики реакций от абсолютной температуры T и энергии активации (E_{PS} и E_{PR}) соответствующих процессов, R = 1.987 кал $моль^{-1} \cdot град^{-1}$ — универсальная газовая постоянная.

Из этих выражений следует

$$PR^*/PS^* = b^* \exp(-\Delta E/RT)[O_2^*]/[CO_2^*],$$

где $\Delta = E_{PR} - E_{PS}$ — разность энергии активации фотодыхания и фотосинтеза, $b^* = b_2/b_1$.

Логично считать, что подобное выражение без звездочек описывает связь фактических скоростей фотосинтеза и фотодыхания, если $[CO_2]$ и $[O_2]$ — концентрации углекислого газа и кислорода в газовой фазе у поверхности листа:

$$PR = b^*PS \exp(-\Delta E/RT)[O_2]/[CO_2].$$

Когда свет не лимитирует фотосинтез, а концентрация CO_2 не превышает естественную, фактический (истинный) фотосинтез обычно пропорционален концентрации углекислого газа в воздухе:

$$PS = k_1[CO_2],$$

где k_1 — константа скорости фотосинтеза.

Подставляя последнее выражение в предыдущее и полагая концентрацию кислорода в воздухе, окружающем лист, постоянной и равной естественной (21 %), получим

$$PR = k_1 b \exp(-\Delta E/RT),$$

где $b = b^*[21\ \%\ O_2]$.

Частное от деления фотодыхания на константу скорости фотосинтеза представляет собой часть УКП, соответствующую фотодыханию (УКП фотодыхания, в формулах Γ_{PR}). Поэтому из предыдущего выражения следует:

$$\Gamma_{PR} = b \exp(-\Delta E/RT).$$

Это означает, что с повышением температуры УКП фотодыхания растет благодаря уменьшению отрицательной степени экспоненциального множителя. Прологарифмировав последнее выражение, получим прямую линию в координатах Аррениуса:

$$\ln \Gamma_{PR} = \ln b - \Delta E/RT.$$

Угловой коэффициент прямой численно равен ΔE, если по оси абсцисс откладывать значения $1/RT$.

В реальном эксперименте возможны случаи, когда остаточное дыхание оказывается значительно меньше фотодыхания (Лайск, 1977; Atkin et al., 2000). В этом случае УКП приближенно равен УКП фотодыхания и, следовательно, $\ln \Gamma$ должен линейно зависеть от $1/RT$:

$$\ln \Gamma \cong \ln \Gamma_{PR} = \ln b - \Delta E/RT.$$

Экспериментальные данные по температурной зависимости $\ln \Gamma$ от $1/RT$ (рис. 3) показали, что в большинстве опытов последняя представлена линейной частью в области 20—30 °C (соответственно 0.00172—0.00166 для шкалы $1/RT$). Таким образом, на этом участке в первом приближении можно считать, что $\ln \Gamma = \ln \Gamma_{PR}$ и остаточное дыхание значительно меньше фотодыхания. Продолжая линейный участок на всю изучаемую область температур, найдем ту часть $\ln \Gamma$, которая обусловлена фотодыханием. Из рис. 3 видно, что угол наклона прямолинейного участка к оси абсцисс у контрольного растения (1, $\angle a_1б_1в_1$) был больше, чем у закаленного (2, $\angle a_2б_2в_2$). Разница в угле наклона была особенно заметна в первую неделю после закалки. По величине углового коэффициента прямых находили разность энергии активации (ΔE) для процессов фотодыхания (E_{PR}) и фотосинтеза (E_{PS}):

$$\Delta E = (\ln \Gamma_{PRi} - \ln \Gamma_{PRj})/(1/RT_j - 1/RT_i),$$

где T_i и T_j — выбранные значения абсолютной температуры, $\ln \Gamma_{PRi}$ и $\ln \Gamma_{PRj}$ — соответствующие значения $\ln \Gamma_{PR}$ (из прямых $a_1б_1$ или $a_2б_2$).

Математическая обработка экспериментальных данных показала, что во всех опытах максимальные значения ΔE соответствовали контрольному варианту. В среднем они были равны 3.45 ккал · $моль^{-1}$ CO_2. В день после закалки ΔE уменьшилась на треть начальной величины. Далее, в первую неделю после закалки, этот показатель снизился до половины начального значения. Во вторую неделю шел уже обратный процесс — восстановление ΔE примерно до ¾ от контроля.

Наряду с ΔE после закалки происходило изменение и численного значения коэффициента b (мг CO_2/$дм^3$), входящего в выражение для $Г_{PR}$. Величину b рассчитывали по формуле

$$b = \exp(\ln Г_{PR} + \Delta E/RT).$$

В этой формуле ln $Г_{PR}$ соответствовал выбранному значению 1/RT. Выявлено, что в день закалки, и особенно в первую неделю после нее, параметр b был значительно меньше, чем в контроле; во вторую неделю он несколько возрос, но все-таки оставался меньше контроля. Совместное уменьшение параметров ΔE и b способствовало замедлению скорости роста температурной кривой УКП фотодыхания (и УКП в целом) у закаленных растений по сравнению с контролем (рис. 4). В результате в супероптимальной области температур УКП фотодыхания после закалки был ниже, чем до нее, хотя в субоптимальной области он был несколько выше. Повышение УКП фотодыхания с температурой означало, что с ростом температуры увеличивается отношение фотодыхание/фотосинтез. Очевидно, после закалки скорость роста этого отношения замедлялась.

Нахождение температурной зависимости $Г_{PR}$ и температурной зависимости константы скорости фотосинтеза (Быков и др., 2005) позволило рассчитать температурную кривую фотодыхания (PR):

$$PR = k_1 Г_{PR}.$$

Определенные таким образом численные значения фотодыхания (как в дальнейшем и остаточного дыхания) следует рассматривать как некую среднюю для данных температурных и световых условий величину при низкой (включая естественную) концентрации CO_2.

На рис. 5 приведены температурные кривые фотодыхания до и после тепловой закалки. Расчет кривых проводили, используя средние значения ΔE и b для каждого из вариантов опыта и соответствующие им средние значения константы скорости фотосинтеза (k_1) для каждой температуры.

Как видно из рис. 5, тепловая закалка заметно влияла на температурную зависимость фотодыхания, которая имела вид одновершинной кривой. У незакаленных растений максимум фотодыхания достигал около 30 °С, а повышение температуры до 42 и 45 °С приводило к снижению фотодыхания на 38 и 67 % от максимальной величины соответственно. У растений после закалки максимум фотодыхания был смещен примерно на 5 °С в сторону более высоких температур, и с повышением температуры до 45 °С его величина снижалась лишь на 21 % от максимальной величины. Таким образом, при супероптимальных температурах фотодыхание закаленных растений было заметно выше контроля.

Перейдем теперь к рассмотрению второй компоненты дыхания на свету — остаточному дыханию (в формулах RR). Как отмечено выше, оно также связано с фотосинтезом, хотя не так определенно, как фотодыхание. Биохимия этого процесса неоднозначна. Вопросы, касающиеся механизмов регуляции остаточного дыхания,

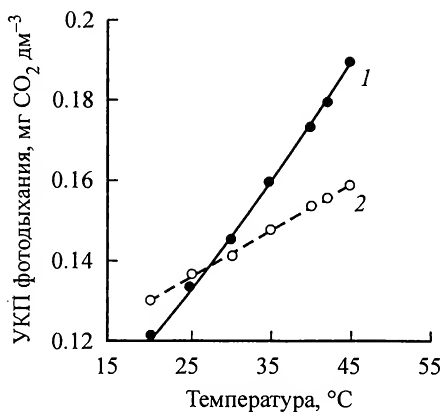


Рис. 4. Температурная зависимость УКП фотодыхания листа.

1 — до закалки, *2* — после закалки (в 1-ю неделю).

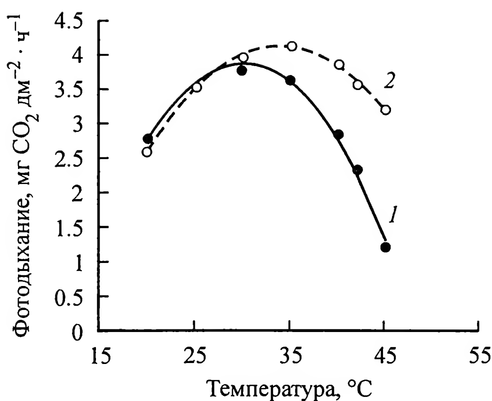


Рис. 5. Температурная зависимость фотодыхания листа на свету.

Обозначения те же, что на рис. 4.

связи его с другими процессами, влияния на него экологических факторов и др. до конца не выяснены и требуют дополнительных исследований. В зависимости от генотипа растения, условий среды и интенсивности фотосинтеза кинетика этого процесса, по-видимому, может варьировать в значительных пределах (Atkin et al., 2000), в том числе быть близкой по величине дыханию в темноте (Мамушина и др., 1997). Величину остаточного дыхания мы рассчитывали двумя способами:

1) как разность дыхания на свету (RL) и фотодыхания (PR):

$$RR = RL - PR;$$

2) как произведение константы скорости фотосинтеза на УКП остаточного дыхания:

$$RR = k_1\Gamma_{RR} = k_1(\Gamma - \Gamma_{PR}).$$

Оба способа дали фактически одни и те же результаты, причем наряду с определением величины остаточного дыхания были рассчитаны и соответствующие ему значения УКП.

Анализ расчетных данных показал, что численные значения УКП остаточного дыхания в области 35—42 °С после действия тепловой закалки снижены по сравнению с контролем. В среднем по всем опытам снижение этого показателя у закаленных растений при 40 °С составило 55 % от контроля, при 42 °С — 63 % (рис. 6).

Расчетные величины остаточного дыхания у закаленных растений (рис. 7) в меньшей мере отличались от контроля, чем соответствующие значения УКП остаточного дыхания. Это объясняется относительно более высокими значениями константы скорости фотосинтеза закаленных растений в супероптимальной области температур. Тем не менее во всех опытах после закалки остаточное дыхание при температуре 40—45 °С было ниже, чем в контроле (рис. 7). Как следствие этого у закаленных растений в супероптимальной области температур происходило сильное уменьшение величины отношения остаточное дыхание/фотодыхание. Если в контроле этот показатель при 42—45 °С достигал 100 % и более, то у закаленных растений он не превышал 60 %. Заметим, что температурные кривые оста-

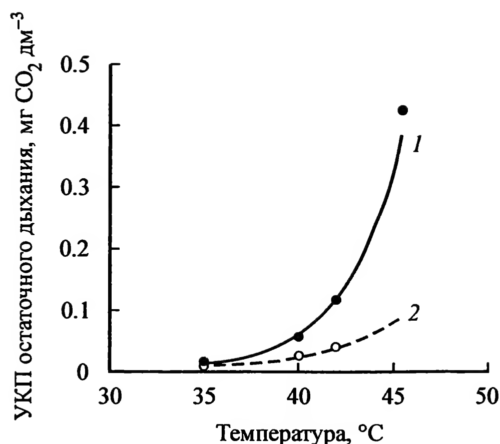


Рис. 6. Углекислотный компенсационный пункт остаточного дыхания листа в области 35—45 °С.
Обозначения те же, что на рис. 4 и 5.

точного дыхания до и после закалки хорошо аппроксимировались экспоненциальной функцией вида

$$RR = g \exp(-E_{RR}/RT),$$

где g — коэффициент, имеющий размерность дыхания.

Величины RR, найденные согласно данной функции, в области субоптимальных температур составляли не более 5 % от величины фотодыхания.

Следует заметить, что в процессе анализа и обработки фактического материала было поставлено условие соответствия расчетных величин экспериментальным (индекс w) данным:

$$RL = PR + RR \approx RL_w;$$

$$\Gamma = \Gamma_{PR} + \Gamma_{RR} \approx \Gamma_w.$$

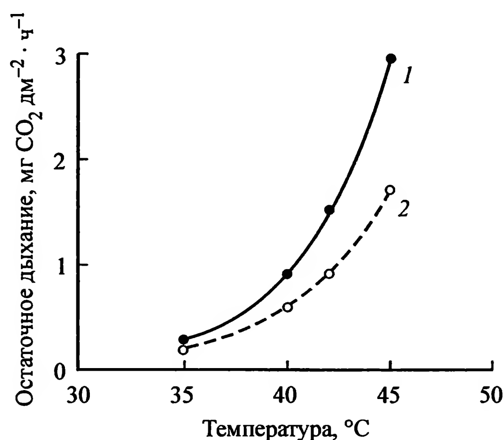


Рис. 7. Остаточное дыхание листа в области 35—45 °С.
Обозначения те же, что и на рис. 4—6.

В какой мере это соответствие было выполнено, показывает рис. 8, на котором приведены расчетные температурные кривые фактического дыхания на свету и его составляющие до (*1*) и после (*2*) тепловой закалки (сплошные и пунктирные линии). Нетрудно видеть, что различия между расчетными (гладкие кривые) и опытными (черные кружочки) данными по всей температурной кривой *абв* дыхания на свету (RL) практически отсутствуют (составляет не более 5 %). Аналогичный результат был получен и для температурной зависимости УКП и его составляющих.

Результаты работы в целом показали, что процесс тепловой закалки растений земляники приводит к изменению температурных кривых фотодыхания и остаточного дыхания, причем характер изменения их различен. В соответствии с результатами проведенного анализа основным «действующим лицом» в дыхании на свету листьев земляники до температуры 30—35 °С было фотодыхание (рис. 8). Лишь в области супероптимальных температур, и особенно у незакаленных растений, роль остаточного дыхания возрастала. Закалка растений замедляла падение фотодыхания при супероптимальных температурах аналогично ее действию на температурную кривую фотосинтеза (Быков и др., 2005) и одновременно снижала скорость роста остаточного дыхания с повышением температуры.

Трудно объяснить низкие величины остаточного дыхания в области субоптимальных температур. Возможно, они обусловлены генотипом растения и условиями эксперимента (высокая освещенность и низкая концентрация CO_2), что находит подтверждение в работе (Atkin et al., 2000). В частности, эти авторы, используя метод А. Лайска (1977), нашли, что при 30 °С и высокой освещенности величина остаточного дыхания (non-photorespiratory mitochondrial CO_2 release) сеянцев эвкалипта составляла 2 % от фотосинтеза, в то время как скорость фотодыхания была на порядок выше. Вместе с тем не исключено и другое объяснение — связь остаточного дыхания с фотодыханием. Действительно, если освобождение CO_2 при фотодыхании не ограничено реакцией превращения 2 молекул глицина в серин, а происходит и в иных реакциях, то последние будут увеличивать расчетную величину фотодыхания и занижать величину остаточного дыхания.

Результаты данной работы можно трактовать в аспекте реакции растений земляники на тепловой стресс. Реакция контрольных растений в сравнении с реакцией закаленных растений на температуры 42—45 °С и есть реакция на стрессовое воз-

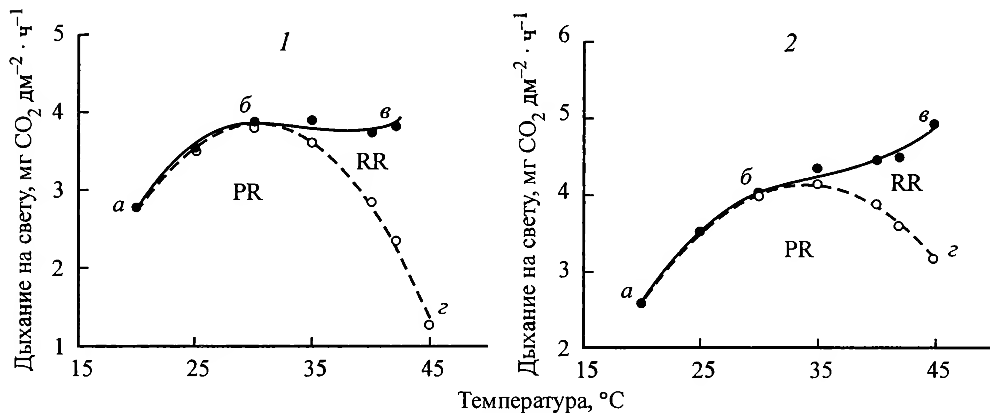


Рис. 8. Температурная зависимость и составляющие фактического дыхания листа на свету.

Сплошная кривая *абв* — дыхание на свету, пунктирная кривая *абг* — фотодыхание (PR), разность *абв* и *абг* — остаточное дыхание на свету (RR). Остальные обозначения те же, что на рис. 4—6.

действие. Для нее характерно снижение уровня фотосинтеза и фотодыхания, усиление остаточного дыхания на свету и дыхания в темноте, увеличение УКП и его составляющих. Тепловая закалка растений снижает уровень стрессовой реакции, т. е. она выступает как регулирующий и защитный фактор, способствующий сохранению гомеостаза растения в неблагоприятных условиях. Ее можно рассматривать как адаптацию (акклимацию) растений к повышенным температурам. При этом следует обратить внимание на то, что закалка изменяет величину энергетических параметров, влияющих на кинетику фотосинтеза и фотодыхания. Обнаруженное в работе уменьшение величины ΔE у листьев закаленных растений, по-видимому, связано с параллельным снижением энергии активации процессов фотосинтеза и фотодыхания после закалки, что является одной из причин уменьшения угла наклона температурных кривых УКП в координатах Аррениуса (рис. 3). Этот результат представляется важным для понимания общих закономерностей адаптационных явлений, повышающих устойчивость растений к абиотическим факторам среды.

Благодарности

Благодарю Е. В. Канаш (Агрофизический институт) за полезные советы и помощь при подготовке рукописи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Быков О. Д. Модель влияния фотосинтеза на дыхание листьев высших растений // Физиол. раст. 1985. Т. 32. Вып. 3. С. 421—430.

Быков О. Д. Кинетика CO_2-газообмена листьев высших растений на свету: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. М., 1986. 43 с.

Быков О. Д., Кислюк И. М., Палеева Т. В., Туде Я. А. Изменение параметров фотосинтеза и дыхания листьев земляники под влиянием тепловой закалки растений // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 1. С. 63—70.

Быков О. Д., Сахаров Б. В. Фотосинтетический CO_2-газообмен пшеницы: анализ эффекта Варбурга // Физиол. раст. 1980. Т. 27. Вып. 6. С. 1125—1133.

Головко Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб., 1999. 204 с.

Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений. М., 1977. 193 с.

Лайск А., Расулов В. Г., Лорето Ф. Исследование теплового повреждения фотосинтеза методами газообмена и флуоресценции хлорофилла // Физиол. раст. 1998. Т. 45. Вып. 3. С. 489—499.

Мамушина Н. С., Зубкова Е. К., Войцеховская О. В. Взаимодействие фотосинтеза и дыхания у одноклеточных водорослей и C_3-растений // Физиол. раст. 1997. Т. 44. Вып. 3. С. 449—461.

Медведев С. С. Физиология растений. СПб., 2004. 336 с.

Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез (физиолого-экологические и биохимические аспекты). М., 1992. 320 с.

Мурей И. А., Рахманкулова З. Ф. Взаимосвязь между фотосинтезом и темновым модифицированным дыханием на свету у кукурузы // Физиол. раст. 1990. Т. 37. Вып. 3. С. 468—475.

Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. СПб., 2001. 220 с.

Степанова А. М., Шумилова А. А. Фотодыхание (эволюционный и физиологический аспекты) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 5. С. 1125—1140.

Филиппова Л. А., Мамушина Н. С., Заленский О. В. О функционировании основных этапов темнового дыхания во время фотосинтеза // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1169—1178.

Atkin O. K., Evans J. R., Ball M. C., Lambers H., Pons T. L. Leaf respiration of snow gum in the light and dark. Interactions between temperature and irradiance // Plant Physiol. 2000. Vol. 122. N.3. P. 915—924.

Atkin O. K., Westbeek M. H. M., Cambridge M. L., Lambers H., Pons T. L. Leaf respiration in light and darkness (a comparison of slow- and fast-growing *Poa* species) // Plant Physiol. 1997. Vol. 113. N 3. P. 961—965.

Haupt-Herting S., Klug K., Fock H. P. A new approach to measure gross CO_2 fluxes in leaves. Gross CO_2 assimilation, photorespiration, and mitochondrial respiration in the light in tomato under drought stress // Plant Physiol. 2001. Vol. 126. N 2. P. 388—396.

SUMMARY

It was hypothesized that the temperature curve of CO_2-photorespiration is analogous to that of photosynthesis, with a difference in the activation energy of the processes. On the base of the hypothesis we analyzed the results of experiments in which the respiration in light of strawberry leaves (*Fragaria vesca* L.) before and after heat hardening was investigated. It was shown that heat shock caused the temperature curves of photorespiration and residue respiration in light to change in different ways in respect to their functional and value parameters. After heat hardening, the difference in the activation energies of photorespiration and photosynthesis decreased, the level of photorespiration increased in the range of super optimal temperature for photosynthesis (35—45 °C), and the maximum value of the temperature dependence of photorespiration increased by approximately 5 °C. The temperature curve of residue respiration in light was exponential, and its growth rate decreased after heat hardening. We suggest that heat hardening is accompanied by internal reorganization of plant cells that lowers the activation energy of life processes and thereby causes an increased tolerance to abiotic factors of the environment.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (571.621)

© Т. А. Рубцова,[1] В. М. Старченко[2]

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

T. A. RUBTSOVA, V. M. STARCHENKO. FLORISTIC RECORDS IN JEWISH AUTONOMOUS REGION

[1] Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
679000 Биробиджан, ЕАО, ул. Шолом-Алейхема, 4
Факс (42622) 61362
E-mail: ecolicarp@mail.ru
[2] Амурский ботанический сад — филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Амурская обл., Благовещенск, пер. Рёлочный, 18
Факс (4262) 52-32-53
E-mail: starchenkoamur@mail.ru
Поступила 03.10.2005

Приведены данные о распространении 23 таксонов сосудистых растений, впервые отмеченных на территории Еврейской автономной области, 6 из которых относятся к адвентивным растениям, 4 аборигенных вида — *Neottia asiatica*, *Persicaria viscofera*, *Clematis aethusifolia*, *Oenanthe javanica* — впервые указываются для Среднего Приамурья, 8 — для Буреинского флористического района.

Ключевые слова: флористические находки, сосудистые растения, Еврейская автономная область, Среднее Приамурье.

Приведенные в статье данные о находках растений были получены авторами во время полевых сезонов 2003—2005 гг., на территории Еврейской автономной области (ЕАО) в бассейне среднего течения р. Амур. При подготовке статьи использованы материалы регионального Гербария (VLA), частично — гербариев Москвы (МНА) и Санкт-Петербурга (LE). Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995) за исключением оговоренных случаев. Виды расположены по системе Энглера. Флористические районы Дальнего Востока России (РДВ) приведены по С. С. Харкевичу (Сосудистые..., 1985). Звездочкой отмечены заносные виды. Гербарные образцы растений хранятся в лаборатории флористических и фаунистических исследований Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН (ИКАРП) (г. Биробиджан), дубликаты переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (LE), частично — в региональный Гербарий (VLA).

Botrychium multifidum (S. G. Gmel.) Rupr. — Биробиджанский р-н, долина среднего течения р. Икура. 22 X 2004. Собрал Грибков В. В., определила Храпко О. В.

Вид с широким ареалом, указываемый для Охотского и Амгунского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1991). Место сбора растения в ЕАО территориально наиболее близко к известным местонахождениям в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001). В определенной степени данная находка устраняет существующий разрыв между восточными и западными (Старченко, Дарман, 2005) местонахождениями вида на территории РДВ.

Potamogeton malainus Miq. — Октябрьский р-н, окр. с. Садовое, р. Б. Самара. 31 VII 2003. В. М. Старченко, Т. А. Рубцова.

Встречается преимущественно в Южной и Восточной Азии. Приводится для Уссурийского и Бурейского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1987). Ближайшие сборы вида сделаны в водоемах долины Амура вблизи Хабаровска (Крюкова, 1999).

Goodyera repens (L.) R. Br. — Облученский р-н, гора Быдыр, западный склон, ельник с моховым покровом, 23 VII 2003. Т. А. Рубцова.

Циркумполярный вид, приуроченный преимущественно к темнохвойным лесам. Указывается для большинства флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1996).

Neottia asiatica Ohwi — Облученский р-н, заповедник «Бастак», г. Чернуха, хвойно-широколиственный лес. 15 VI 2003. П. В. Крестов.

Преимущественно восточноазиатский вид, известный для Камчатского, Уссурийского и Южно-Сахалинского флористических районов РДВ (Сосудистые..., 1996). Растение собрано на территории ЕАО на значительном удалении от известных мест сбора. Вид новый для Буреинского флористического района. Включен в новое издание Красной книги ЕАО.

Scirpus nipponicus Makino. — Октябрьский р-н, водоем вдоль дороги в 10 км к югу от хр. Остряк. 8 VIII 2003. В. М. Старченко, Т. А. Рубцова.

Восточноазиатский вид с дизъюнктивным ареалом в пределах РДВ (Сосудистые..., 1987). Оригинальное по облику растение было собрано в типичном местообитании, что указывает на аборигенный характер находки. Местонахождение *S. nipponicus* на территории ЕАО устраняет разрыв между известными местами сбора растения в Хабаровском крае (Крюкова, 1999) и Амурской обл. (Флора..., 1998). Включен в новое издание Красной книги ЕАО.

Persicaria bungeana (Turcz.) Nakai. ex Mori. — Октябрьский р-н, с. Садовое, 30 VII 2003. Л. А. Антонова, Т. А. Рубцова.

Восточноазиатский вид, довольно часто встречающийся на юге РДВ: Уссурийский и Нижне-Зейский флористические районы (Сосудистые..., 1989). Впервые приводится для флоры ЕАО. Произрастает по береговым обрывам и галечникам, в ивняках, а также на рудеральных местообитаниях (поля, обочины дорог, населенные пункты). Находка растения на территории ЕАО устраняет существующий разрыв между известными местообитаниями вида в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Флора..., 1998).

P. viscofera (Makino) H. Gross ex Nakai. — Октябрьский р-н, береговые заросли около р. Поликарповка. 05 VII 2003. В. М. Старченко, Т. А. Рубцова.

Восточноазиатский вид, приводимый для юга Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1989). На территории ЕАО и Среднего Приамурья растение найдено впервые. В региональном гербарии (VLA) имеются сборы только с территории юго-запада Приморского края на значительном удалении от ЕАО. По-видимому, основной ареал вида на материковой части Дальнего Востока приходится на Китай, откуда *P. viscofera* проникает на территорию юга РДВ аналогично *Typha przewalskii* Skvorts. или *Ampelopsis japonica* (Thunb.) Makino (Рубцова и др., 2003). Растение найдено в типичном местообитании: прибрежные заросли, что указывает на аборигенный характер данной флористической находки. Вероятно, долина среднего Амура является северной границей вида.

**Polygonum rigidum* B. Skvorts. — Октябрьский р-н, с. Садовое, 30 VII 2003. Л. А. Антонова, Т. А. Рубцова.

Восточноазиатский вид, приводимый для Уссурийского флористического района и южных островов РДВ (Сосудистые..., 1989). Как заносное растение указано для юга Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001). Вероятно, на территории ЕАО вид также является заносным, учитывая характер местообитания.

Fallopia dentato-alata (F. Schmidt) Holub — Биробиджанский р-н, нижнее течение р. Мариловец (приток р. Амур), левый берег, осинник. 6 VIII 2005. Т. А. Рубцова.

Восточноазиатский вид, приводится для Буреинского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1989). Вид указан для Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001), где встречается по долине Амура, в биотипах сходных с теми, где вид был найден в ЕАО. Данная находка расширяет данные о распространении вида на запад и о его северо-западной границе. Впервые приводится для флоры ЕАО.

**Silene armeria* L. — Октябрьский р-н, с. Нагибово, поле. 26 VI 2005. Т. А. Рубцова, Т. Д. Карепова.

Циркумполярный вид. Как заносное растение приводится для Нижне-Зейского, Уссурийского, Южно-Сахалинского флористических районов (Сосудистые..., 1996). Вид указан В. М. Старченко (2001) для Амурской обл., для Хабаровского края не отмечен (Шлотгауэр и др., 2001). Вероятно, на территории ЕАО вид также является заносным, учитывая характер местообитания. Впервые приводится для Буреинского флористического района.

Clematis aethusifolia Turcz. — Октябрьский р-н, правый берег р. Помпеевка в 500 м от устья, каменистый склон сопки. 12 VIII 2004. Т. А. Рубцова.

Вид приводится для южного подрайона Уссурийского флористического района РДВ (Сосудистые..., 1995). Ранее вид указывался А. А. Бабуриным (Еврейская..., 1992), но гербарные экземпляры были недоступны. Данная находка подтверждает произрастание *Clematis aethusifolia* в Среднем Приамурье, а также указывает на дизъюнктивный характер распространения вида, основная часть ареала которого лежит южнее (Флора Сибири, 1993). По-видимому, данное местонахождение находится на северной границе ареала. В южной части ЕАО имеются экотопы, соответствующие эколого-ценотическим особенностям вида — остепненные луга, каменистые обнажения. Включен в новое издание Красной книги ЕАО.

Corydalis paeoniifolia (Steph.) Pers. — Облученский р-н, правый берег р. Сагды-Бира, среднее течение, широколиственный лес на склоне сопки. 9 VI 2005. Т. А. Рубцова, определила Т. А. Безделева.

Восточносибирско-дальневосточный бореальный вид. Отмечен в соседних Хабаровском крае и Амурской обл. (Шлотгауэр и др., 2001; Старченко, 2001). Находка вида на территории ЕАО устраняет разрыв между популяциями этих районов.

Geranium elatum (Maxim.) Knuth. — Смидовичский р-н, Лунь-Корань, дубняк. 30 VII 2005. Т. А. Рубцова, Н. В. Зайцева.

Амурский эндем, распространен на Среднем и Нижнем Амуре. Для Северо-Восточного Китая не указан (Clavis..., 1995). Приводится для Амгуньского и Уссурийского флористических районов (Сосудистые..., 1988), указан для Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001). Впервые приводится для Буреинского флористического района. Данное местонахождение расположено на западной границе ареала.

Geranium wilfordii Maxim. — Октябрьский р-н, долина р. Амур, 4 км выше устья р. Помпеевка, влажный широколиственный лес. 12 VIII 2004. Т. А. Рубцова.

Восточноазиатский неморальный вид, распространенный в Северо-Восточном Китае, п-ове Корея и юге РДВ (Сосудистые..., 1988). Впервые приводится для фло-

ры ЕАО. Находка вида на территории ЕАО устраняет разрыв между популяциями в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Флора..., 1998; Старченко, 2001).

Oenanthe javanica (Blume) DC. — Октябрьский р-н, окр. с. Столбовое, влажный берег р. Ключ, в воде. 3 VIII 2003. В. М. Старченко, Т. А. Рубцова.

Растение отмечено для юга Приморья, юга Сахалина и Курильских островов. За пределами РДВ вид распространен в Южной и Юго-Восточной Азии, описан из Индонезии (Горовой, 1966; Сосудистые..., 1987). Указывается впервые для флоры Среднего Приамурья. Растение собрано в типичном местообитании, в воде ручья, что указывает на аборигенный характер находки. Место сбора находится на значительном расстоянии от основной части ареала, по-видимому, на северной границе распространения вида. Включен в новое издание Красной книги ЕАО.

Gentiana squarrosa Ledeb. — Октябрьский р-н, окр. с. Екатерино-Никольское, гора Широкинская, закустаренный луг с рединами. 16 VI 2005. Т. А. Рубцова, В. В. Якубов.

Азиатский вид. В сводке (Сосудистые..., 1995) вид приводится для Нижне-Зейского, Верхне-Зейского и Уссурийского флористических районов. Данная точка расположена на восточной границе ареала. Вид новый не только для ЕАО, но и для Буреинского флористического района. Вид отмечен для Амурской обл. (Старченко, 2001), для Хабаровского края не отмечен (Шлотгауэр и др., 2001).

Ophelia chinensis Bunge ex Griseb. (*Swertia chinensis* (Bunge) Franchet). — ЕАО, Октябрьский р-н, окр. с. Союзное, берег р. Амур. 26 IX 2004. Т. А. Рубцова.

Систематическое положение данного вида трактуется по-разному различными систематиками (Сосудистые..., 1995; Черепанов, 1995; Флора Сибири, 1997). Приводится для районов Восточной Азии, Монголии, юго-востока Сибири и юга РДВ (Сосудистые..., 1995; Флора Сибири, 1997).

**Calystegia hederacea* Wall. — Октябрьский р-н, с. Пузино, на газонах. 31 VII 2003. Л. А. Антонова, Т. А. Рубцова.

Заносный вид, отмечен для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1989). В последние годы наблюдается распространение растения на селитебных территориях юга РДВ (Шлотгауэр и др., 2001; Старченко, Дарман, 2005).

**Nicandra physalodes* (L.) Gaertn. — Октябрьский р-н, с. Садовое, на газоне. 31 VII 2003. Л. А. Антонова, Т. А. Рубцова.

В последние годы это растение активно используется в культуре на юге РДВ. Известны сборы вида на территориях Амурской обл. и Хабаровского края (Сосудистые..., 1991; Старченко, 2001; Шлотгауэр и др., 2001).

**Physalis ixocarpa* Brot. ex Hornem. — Октябрьский р-н, с. Екатерино-Никольское, рудеральное местообитание. 2 VIII 2003. Л. А. Антонова, Т. А. Рубцова.

Вид приводится как культивируемый и сорничающий для юга РДВ (Сосудистые..., 1991; Старченко, 2001).

Adenophora gmelinii (Spreng.) Fisch. — Октябрьский р-н, окр. с. Екатерино-Никольское, дубняк. 2 VIII 2003. Т. А. Рубцова.

Вид приводится для остепненных ценозов юго-запада Приморского края и юга Амурской обл. РДВ (Сосудистые..., 1996; Старченко, 2001). Морфологически слабо отличается от близкого вида *A. coronopifolia* Fisch., указываемого для флоры ЕАО (Рубцова, 2002). Находка *A. gmelinii* на территории ЕАО устраняет разрыв между восточными и западными популяциями вида на юге РДВ. Вид новый для ЕАО и для Буреинского флористического района.

**Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake (*G. quadriradiata* auct.) — Октябрьский р-н, с. Пузино. На огородах, пустырях, вблизи жилья. 1 VIII 2003. Т. А. Рубцова, Л. А. Антонова

Указано как заносное растение для Уссурийского флористического района (Сосудистые..., 1992). В последние годы отмечено на юго-западе Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001). На юго-востоке Амурской обл. и в ЕАО собран другой заносный вид этого рода — *G. parviflora* Cav. (Флора..., 1998; Старченко, 2001; Рубцова, 2002).

**Cichorium intybus* L. — Смидовичский р-н, пос. Николаевка, на пустырях. 30 VIII 2005. Т. А. Рубцова.

Вид указан как заносный (Сосудистые..., 1992). Отмечен для юга Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001), для Амурской обл. (Старченко, 2001).

Благодарности

Исследования флоры Еврейской автономной области были проведены при финансовой поддержке гранта ДВО РАН № 03-1-0-06-031 и правительства ЕАО. Авторы благодарны Л. А. Антоновой, В. В. Якубову, Н. В. Зайцевой за совместное участие в полевых работах, В. В. Грибкову, П. В. Крестову, Т. Д. Кареповой за предоставленные гербарные материалы, Т. А. Безделевой и О. В. Храпко за определение *Corydalis paeoniifolia* и *Botrychium multifidum*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П. Г. Зонтичные (сем.) Приморья и Приамурья. Систематический обзор, географическое распространение, качественный химический состав. М.; Л., 1966. 295 с.

Еврейская автономная область. Биробиджан, 1992. 160 с.

Крюкова М. В. Конспект водно-прибрежной флоры Среднеамурской низменности. Препринт. Хабаровск, 1999. 44 с.

Рубцова Т. А. Флора Малого Хингана. Владивосток, 2002. 194 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л. (СПб.), 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1992. Т. 6. 427 с.; 1995. Т. 7. 393 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—54.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 445.

Флора Сибири. Новосибирск, 1993. Т. 6. *Portulacaceae — Ranunculaceae*. 309 с.; 1997. Т. 11. *Pyrolaceae — Lamiaceae* (*Labiatae*). 296 с.

Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область). Владивосток, 1998. 224 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток, 2001. 195 с.

Рубцова Т. А., Антонова Л. А., Старченко В. М. Новые для флоры Еврейской автономной области виды сосудистых растений // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 10. С. 123—127.

Clavis plantarum Chinae boreali-orientalis (Redactore Principali Fu Peiyun). Peking, 1995. 964 c.

SUMMARY

The data on distribution of 23 taxa of higher vascular plants in the Amur River basin are given. The 23 species were first found in the Jewish Autonomous Region, 5 species in the Bureya floristic region.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.3/9 (571.6)

© А. А. Красников, Е. П. Ширина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ARTEMISIA* (*ASTERACEAE*) ИЗ СИБИРИ

A. A. KRASNIKOV, E. P. SHIRINA.
CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *ARTEMISIA* SPECIES (*ASTERACEAE*) FROM SIBERIA

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: tarax@mail.ru
Поступила 15.06.2005

Приведены хромосомные числа 6 видов рода *Artemisia* (*Asteraceae*) из Сибири: *Artemisia absinthium* L. (2n = 18), *A. jacutica* Drob. (2n = 18), *A. macrocephala* Jacq. ex Bess. (2n = 18), *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess. (2n = 36, 36 + 4B), *A. sieversiana* Willd. var. *communis* Kryl. (2n = 18), *A. sieversiana* Willd. var. *gracilis* Filat. (2n = 18), *A. vulgaris* L. (2n = 16).
Ключевые слова: *Asteraceae*, *Artemisia*, числа хромосом, Сибирь.

Artemisia absinthium L., **2n = 18.** 54°48′ с. ш., 83°16′ в. д. Новосибирская обл., Искитимский р-н, окр. Нового поселка. Обочина дороги. Выс. 200 м над ур. м. 05 X 03 г. И. М. Красноборов.

A. jacutica Drob., **2n = 18.** 51°48′ с. ш., 94°05′ в. д. Республика Тыва: Кызыльский р-н, окр. г. Кызыла. Степь. Выс. 650 м над ур. м. 01 XII 2002 г. Красноборов И. М.; 51°21′ с. ш., 94°35′ в. д. Тандинский р-н, окр. оз. Хадын. Полынно-караганниковая степь. Выс. 860 м над ур. м. 07 X 2004 г. Ширина Е. П., Сарбаа Д. Д., Сарбаа Я. В.; Там же, полынно-караганниковая степь по дороге на оз. Дус-Коль. Они же; Республика Саха (Якутия), окр. г. Якутска. Территория учебного полигона Ботанического сада ЯГУ. Сорное. 2004 г. С. З. Борисова.

A. macrocephala Jacq. ex Bess., **2n = 18.** 54°50′ с. ш., 83°07′ в. д. Экспериментальный участок «Систематикум» ЦСБС (окр. г. Новосибирска). Выс. 200 м над ур. м. 24 VIII 2004 г. Ширина Е. П. (Происхождение материала: Кош-Агачский р-н Республики Алтай, семена собраны в 2003 г. Е. Королюк); Республика Алтай: 50°01′ с. ш., 88°38′ в. д. Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач (около второй дамбы, 1 км восточнее села). Злаково-разнотравная степь по левому берегу р. Чуя. Выс. 1760 м над ур. м. 04 X 2003 г. Ширина Е. П.; Там же. Галечники по левому берегу р. Чуя. 04 X 2003 г. Она же; 50°06′ с. ш., 88°13′ в. д. Там же, окр. с. Чаган-Узун (3 км восточнее села), урочище Красная Горка. Заросли полыни по берегу р. Ручей. Выс. 1920 м над ур. м. 10 X 2003 г. Она же.

A. santolinifolia Turcz. ex Bess., **2n = 36, 36 + 4B.** 50°06′ с. ш., 88°13′ в. д. Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, окр. с. Чаган-Узун (3 км восточнее села), урочище Красная Горка. Берег р. Ручей. Выс. 1920 м над ур. м. 10 X 2003 г. Е. П. Ширина.

A. sieversiana Willd. var. *communis* Kryl., **2n = 18.** 54°49′ с. ш., 83°16′ в. д. Новосибирская обл., окр. г. Новосибирска, пос. Кирова. Сорные места. Выс. 195 м над ур. м. 25 VIII 2004 г. Ширина Е. П.; Республика Хакасия, окр. г. Минусинска. 04 XII 2002 г. И. М. Красноборов.

A. sieversiana Willd. var. *gracilis* Filat., **2n = 18.** 54°50′ с. ш., 83°07′ в. д. Экспериментальный участок «Систематикум» ЦСБС (окр. г. Новосибирска). Выс. 200 м над ур. м. 24 VIII 2004 г. Ширина Е. П. (Происхождение материала: окр. г. Ульгий Баян-Ульгийского аймака Монголии, семена собраны в 2003 г. У. Бекетом); Новосибирская обл.: 54°50′ с. ш., 83°15′ в. д. Окр. г. Новосибирска, пос. Кирова. Сорные места. Выс. 185 м над ур. м. 25 VIII 2004 г. Ширина Е. П.; 55°01′ с. ш., 82°58′ в. д. Там же, г. Новосибирск, окр. пос. Геологов. Сорные места. Выс. 185 м над ур. м. 25 VIII 2004 г. Она же; 54°02′ с. ш., 78°29′ в. д. Карасукский р-н, окр. с. Шилова Курья. Обочина дороги. 30 VIII 2004 г. Д. Шауло, А. Красников.

A. vulgaris L., **2n = 16.** 54°02′ с. ш., 78°29′ в. д. Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. с. Шилова Курья. Обочина дороги. 30 VIII 2004 г. Д. Шауло, А. Красников.

Гербарные образцы изученных видов хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48778а).

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) of 6 species of *Artemisia* (*Asteraceae*) from Siberia are given: *Artemisia absinthium* L. (2n = 18), *A. jacutica* Drob. (2n = 18), *A. macrocephala* Jacq. ex Bess (2n = = 18), *A. santolinifolia* Turcz. ex Bess. (2n = 36, 36 + 4B), *A. sieversiana* Willd. var. *communis* Kryl. (2n = 18), *A. sieversiana* Willd. var. *gracilis* Filat. (2n = 18), *A. vulgaris* L. (2n = 16).

УДК 576.312.35/37 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© Е. Н. Муратова,[1] М. Г. Корнилова,[2]
А. В. Пименов,[1] Т. С. Седельникова[1]

ЧИСЛА ХРОМОСОМ *ELODEA CANADENSIS* (*HYDROCHARITACEAE*) В ПРОТОКАХ РЕКИ ЕНИСЕЙ

E. N. MURATOVA, M. G. KORNILOVA, A. V. PIMENOV, T. S. SEDELNIKOVA.
CHROMOSOME NUMBERS OF *ELODEA CANADENSIS* (*HYDROCHARITACEAE*)
IN THE CHANNELS OF THE YENISEY RIVER

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912) 43-36-86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
[2] Красноярский государственный аграрный университет
660049 Красноярск, пр. Мира, 88
Поступила 22.02.2005
Окончательный вариант получен 08.08.2005

Определены числа хромосом элодеи канадской в пяти местообитаниях акватории р. Енисей. Установлено, что числа хромосом данного вида варьируют в широких пределах — от 24 до 96, встречаются полиплоидия, миксоплоидия и анеуплоидия. В интерфазных ядрах элодеи канадской имеется 1—4 ядрышка.
Ключевые слова: элодея канадская, число хромосом, кариотип, ядрышко.

Элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.) относится к сем. *Hydrocharitaceae*. Это многолетнее травянистое, почти космополитное растение, произрастающее в стоячих и медленно текущих водах; размножается преимущественно вегетативно. Для Сибири элодея канадская — заносное растение, родиной его является Северная Америка (Флора Сибири, 1988).

В роде элодея кариологически изучено 6 видов, включая элодею канадскую (Хромосомные..., 1969). По литературным данным, у *Elodea canadensis*, включая *E. canadensis* var. *gigantea* (= *E. gigantea*), известно два числа хромосом — 2n = 24 (John, 1965; Löve, Löve, 1974) и 2n = 48 (Rohweder, 1937; Harada, 1956; Хромосомные..., 1969; Löve, 1980; Дмитриева, Парфенов, 1991). У других видов элодеи установлено: 2n = 16 — *E. callitrichoides* (John, 1965) и 2n = 48 — *E. crispa*, *E. nuttallii*, *E. occidentalis* (Löve, Löve, 1961; Ikusima, Kabaya, 1965; Хромосомные..., 1969). Для *E. densa* приводится два числа хромосом — 2n = 48 и 2n = 46 (Harada, 1956; Хромосомные..., 1969; Kuroki, Saiki, 1986).

В России род элодея кариологически ранее не изучался (Числа..., 1990). В бывшем СССР элодея канадская была изучена С. А. Дмитриевой и В. И. Парфеновым (Дмитриева, Парфенов, 1991) в Белоруссии (два местонахождения) на территории Березинского биосферного заповедника. Число хромосом, установленное этими авторами — 2n = 48. В настоящем сообщении представлены результаты кариологического изучения элодеи канадской в акватории р. Енисей.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили образцы, собранные в 2003—2004 гг. в правобережных протоках р. Енисей вниз по течению от г. Красноярска до устья р. Ангара — акватории, испытывающей максимальное влияние широкого спектра загрязняющих и радиоактивных веществ (Болсуновский и др., 1999). Участки отбора образцов: с. Есаулово (45 км от Красноярска), о-в Атамановский

(окр. пос. Атаманово, 86 км от Красноярска), с. Б. Балчуг (97 км от Красноярска), о-в Журавлев (окр. дер. Захаровка, 278 км), пос. Стрелка (330 км).

Исследования проводились на корешках взрослых растений, в зоне активного роста и деления клеток. Материал был обработан колхицином и зафиксирован в полевых условиях. Для разброса хромосом использовали обработку 0.1%-м колхицином в течение 4—5 ч. Часть материала была зафиксирована без обработки колхицином. В качестве фиксатора использовали уксуснокислый алкоголь (1 : 3). Перед окрашиванием материал протравливали 4%-м железоаммонийными квасцами в течение 15—20 мин и окрашивали ацетогематоксилином. Проростки выдерживали в красителе 12—24 ч. После этого отрезали 1.5—2.0 мм от кончика корешка и помещали на предметное стекло в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата; накрывали покровным стеклом и делали давленый препарат. Препараты просматривали под микроскопом МБИ-6 и фотографировали в масляной иммерсионной системе (объектив × 90). Общее количество изученных метафазных пластинок элодеи канадской составило: Есаулово — 82, Атаманово — 101, Захаровка — 74, Стрелка — 206, Б. Балчуг — 106.

Результаты и обсуждение

У элодеи канадской в акватории р. Енисей встречается несколько хромосомных чисел — 2n = 24, 32, 40, 48, 56, 64, 72 и 96. В протоке около с. Есаулово и в районе пос. Стрелка элодея имеет весь вышеприведенный спектр чисел хромосом от 24 до 96; при этом в Есаулово наиболее часто встречаются 32 и 48, а в пос. Стрелка — 40 и 48. В окрестностях с. Б. Балчуг растения характеризуются числами хромосом в диапазоне от 24 до 64 (24, 32, 40, 48, 64); наиболее часто встречаются 24, 32, 40. В районе с. Захаровка у растений обнаружены числа хромосом от 24, 32, 40, 56; наиболее часто встречается 32. В районе с. Атаманово наблюдаются числа хромосом от 24 до 48 (24, 32, 40, 48); наиболее часто встречаются 32 и 40. Одно и то же число хромосом встречается, как правило, во всех клетках корешка, доступных для анализа. Во всех пунктах сбора материала отмечались также анеуплоидные числа хромосом (разные от 20 до 96). Кроме того, имела место миксоплоидия, когда в пределах одного препарата (одного корешка) наблюдались разные числа хромосом — анеуплоидные и чаще кратные основному набору.

Хромосомы данного вида мелкие, 1—2 мкм и менее, что не позволяет с достоверностью произвести их измерение. Хромосомы по морфологии двуплечие, мета- или субметацентрики. Метафазные пластинки с разным числом хромосом элодеи канадской представлены на табл. I. Интересно, что при такой вариации чисел хромосом и изменении уровня плоидности, число ядрышек в ядрах не увеличивается. В интерфазных ядрах данного вида содержится 1—2 ядрышка, очень редко 3 или 4 (табл. II).

До настоящего времени неясно, какое число хромосом является основным у элодеи. Согласно А. Л. Тахтаджяну (1987), возможные основные числа для семейства *Hydrocharitaceae* — x = 7—12. По мнению С. А. Дмитриевой и В. И. Парфенова (1991), основное число в роде *Elodea* x = 8. А. и Д. Леве (Löve, Löve, 1974) и Дж. Майовски с соавторами (Májovský et al., 1987) считают основным числом *Elodea* x = 12. Данные по числам хромосом, полученные при изучении элодеи канадской в акватории р. Енисей, позволяют прийти к заключению, что основным числом, по-видимому, является x = 8.

Результаты исследований показали, что в протоках бассейна р. Енисей встречаются различные хромосомные расы элодеи канадской. Кроме того, у данного вида обнаружена миксоплоидия и анеуплоидия. Вполне возможно, что изменчивость чисел хромосом у элодеи канадской в исследуемом районе объясняется радиоактивным загрязнением и загрязнением тяжелыми металлами (Болсуновский и др., 1999), так как в этом регионе находится горно-химический комбинат Минатома РФ. Полиплоидия во многих случаях способствует расширению ареала видов и лучшей выживаемости организмов в экстремальных условиях (Алтухов, 2003). Миксоплоидия и анеуплоидия наблюдаются при изменении и особенно при резком ухудшении условий произрастания (Бреславец, 1963; Кунах, 1980).

С другой стороны, вариабельность хромосомных чисел встречается и у других гидро- и гигрофитов (Пробатова, Соколовская, 1981, 1984; Kalkman, Van Wijk, 1984). Многие из этих видов хорошо размножаются вегетативно, а для элодеи канадской вегетативный способ размножения является основным. Вегетативное размножение приводит к образованию клонов — генетически однородных групп особей. Специальных исследований, посвященных изучению хромосомных чисел при клоновом размножении, нет, за исключением работы Л. А. Малаховой (1998) по кариологическому анализу лука *Allium nutans*. Автором установлено, что у растений, полученных клоновым размножением и прошедших период интродукции, наблюдается значительная изменчивость по числу и морфологии хромосом. Предполагается, что при длительном отсутствии семенного размножения клоны генетически дифференцируются (Фадеева и др., 1980; Малахова, 1998). При многократном вегетативном размножении могут накапливаться мутации, которые приводят к изменению чисел хромосом. Наличие хромосомной изменчивости расширяет норму реакции интродуцентов и способствует устойчивости вида при изменении условий среды.

Заключение

Таким образом, у элодеи канадской в акватории р. Енисей наблюдается широкая изменчивость числа хромосом от 24 до 96. Изменчивость чисел хромосом, вероятно, обусловлена анеуплоидией, миксоплоидией и полиплоидией. Хромосомы очень мелкие, большая часть мета- и субметацентрики, встречаются точечные хромосомы с неопределенным положением центромеры. Интерфазные ядра данного вида содержат 1—2 ядрышка.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке интеграционного проекта СО РАН № 96. Авторы признательны А. Я. Болсуновскому и Т. А. Зотиной за обсуждение проблемы и помощь в изучении водных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 2003. 431 с.

Болсуновский А. Я., Атурова В. П., Бургер М., и др. Радиоактивное загрязнение территории населенных пунктов Красноярского края в регионе размещения горно-химического комбината // Радиохимия. 1999. Т. 41. № 6. С. 563—568.

Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963. 364 с.
Дмитриева С. А., Парфенов В. И. Кариология флоры как основа цитогенетического мониторинга (на примере Березинского биосферного заповедника). Минск, 1991. 230 с.
Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика. 1980. Т. 14. № 1. С. 73—81.
Малахова Л. А. Кариологический анализ *Allium nutans* (*Alliaceae*). 3. Кариотипы растений, полученных клоновым размножением // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 51—56.
Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Хромосомные числа некоторых видов водной и прибрежной флоры Приамурья в связи с особенностями ее формирования // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1584—1594.
Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом представителей семейств *Hydrocharitaceae*, *Hypericaceae*, *Juncaginaceae*, *Poaceae*, *Potamogetonaceae*, *Ruppiaceae*, *Sparganiaceae*, *Zannicheliaceae*, *Zosteraceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 12. С. 1700—1702.
Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 440 с.
Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева И. М. Сравнительная генетика растений. Л., 1980. 248 с.
Флора Сибири. Т. 1. *Lycopodiaceae — Hydrocharitaceae.* Новосибирск, 1988. 200 с.
Хромосомные числа цветковых растений. З. В. Болховских, В. Г. Гриф, О. И. Захарьева, Т. С. Матвеева и др. / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 928 с.
Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 1. *Aceraceae — Menyanthaceae.* Н. Д. Агапова, К. Б. Архарова, Л. И. Вахтина, Е. А. Земскова, Л. В. Тарвис / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1990. 510 с.
Harada I. Cytological studies in *Helobiae*. I. Chromosome idiograms and list of chromosome numbers in seven families // Cytologia. 1956. Vol. 21. N 3. P. 306—328.
Ikusima I., Kabaya H. A new introduced aguatic plant, *Elodea canadensis* (Pursh.) St. John in Lake Biwa, Japan // J. Japanese Bot. 1965. Vol. 40. N 2. P. 57—64.
John H. S. Monograph of the genus *Elodea*. Summary // Phodora. 1965. Vol. 67. N 770. P. 155—181.
Kalkman L., Van Wijk R. J. On the variation in chromosome number in *Potamogeton pectinatus* L. // Aquat. Bot. 1984. Vol. 20. N 3—4. P. 343—349.
Kuroki Y., Saiki S. A new chromosome number in *Elodea* // Chromosome Information Service. 1986. Vol. 41. P. 9—10.
Löve A. IOPB chromosome number reports. LXIX // Taxon, 1980. Vol. 29. P. 276—277.
Löve A., Löve D. Choromosome numbers of central and northwest European plant species // Opera Botanica. 1961. Vol. 5. N 1. P. 1—581.
Löve A., Löve D. Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora. Lehre, 1974. 1241 p.
Májovský J., Murín A., Feráková V. et al. Karyotaxonomický prehlad flóry Slovenska. Bratislava, 1987. 436 p.
Rohweder H. Versus zur Erfassung der mengenmassigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. Ein Beitrag zur Bedeutung der Polyploididie bei der Eroberung neuer Lebensraume // Planta. 1937. Vol. 27. N 4. S. 501—549.

SUMMARY

The results of karyological study of a subcosmopolite species *Elodea canadensis* Michx. in the channels of the Yenisey are presented. The chromosome numbers of the species vary from 24 to 96. Many chromosomes have two arms and are meta- or submetacentrics. Interphase nuclei contain 1—4 nucleoli.

УДК 576.316.7 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© А. В. Шатохина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ФЛОРЫ АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

A. V. SHATOKHINA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME PLANTS OF THE AMUR REGION FLORA

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН
675000 Благовещенск, пер. Релочный, 1
E-mail: shatohin@afn.ru
Поступила 31.08.2005

Приведены числа хромосом (2n) для 40 видов флоры Амурской обл. из 34 родов и 20 семейств.
Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, Амурская обл., бассейн Амура.

Публикуемые данные представляют собой некоторые результаты кариологического изучения флоры верхней части бассейна р. Амур.

Адвентивные виды отмечены значком «+»; виды, вошедшие в книгу «Редкие и исчезающие растения Амурской области», отмечены звездочкой.

Впервые получены данные для гибрида *Scutellaria polyphylla* Juz. × *S. regeliana* Nakai (2n = 32).

Alliaceae

Allium anisopodium Ledeb., **2n = 16.** Амурская обл. (далее — АО), Благовещенский р-н, пос. Моховая Падь, дубняк на сопке, 14 VII 2004, № 1, А. Шатохина.

A. ramosum L., **2n = 32.** АО, окр. г. Шимановска, у дороги близ щебеночного завода, 2 VIII 2004, № 29, А. Шатохина.

Asteraceae

Cacalia hastata L., **2n = 60.** АО, Благовещенский р-н, урочище «Мухинка», правый берег р. Зея, на опушке леса, 20 VI 2005, № 53, А. Шатохина.

+*Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen, **2n = 36.** АО: г. Благовещенск, мусорное место у частного сектора, 5 X 2004, № 37, Е. Аистова; Константиновский р-н, с. Константиновка, 28 IX 2004, № 40, В. Старченко, Е. Аистова.

Carduus crispus L., **2n = 18.** АО, окр. г. Шимановска, на пустыре в р-не аэродрома, 31 VII 2004, № 50, А. Шатохина.

Scorzonera albicaulis Bunge, **2n = 14.** АО, г. Шимановск, вдоль дороги у карьера, 2 VIII 2004, № 41, А. Шатохина.

S. radiata Fisch. ex Ledeb., **2n = 14.** АО, Благовещенский р-н, тур. база «Снежинка», южная сторона сопки, 28 V 2005, № 46, А. Шатохина.

Campanulaceae

Campanula punctata Lam., **2n = 34.** АО, окр. г. Благовещенска, правый берег р. Зея, березняк у оздоровительного лагеря им. Гагарина, 28 VI 2005, № 55, А. Шатохина.

Caryophyllaceae

Dianthus versicolor Fisch. ex Link, **2n = 30.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 17 км к юго-западу от с. Варваровка, разнотравный луг вдоль 2-й дренажной траншеи, 23 VII 2004, № 10, А. Шатохина.

Oberna behen (L.) Ikonn., **2n = 24.** АО, Октябрьский р-н, в 16 км от с. Варваровка, рабочий борт разрезной траншеи, 2004 г., № 25, А. Шатохина.

+*Spergula arvensis* L., **2n = 18.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 15 км к западу от с. Варваровка, вдоль дороги к 3-й дренажной траншее, 5 IX 2004, № 20, А. Шатохина.

Convallariaceae

Polygonatum odoratum (Mill.) Druce, **2n = 20.** АО, Благовещенский р-н, пос. Моховая Падь, разнотравный луг, 14 VII 2004, № 9, А. Шатохина.

Hemerocallidaceae

Hemerocallis minor Mill., **2n = 22.** АО, Ивановский р-н, в 3 км от с. Богословка, памятник природы «Богословская роща», 17 VIII 2004, № 23, А. Шатохина.

Iridaceae

Iris ensata* Thunb., **2n = 24. АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 15 км от с. Варваровка, сырой луг в районе 3-го участка, 20 VIII 2004, № 11, А. Шатохина.

I. uniflora Pall. ex Link, **2n = 48.** АО, Благовещенский р-н, окр. дер. Заречной, сухой луг, 25 V 2005, № 45, А. Шатохина, Г. Дарман; Ивановский р-н, в 6 км на северо-восток от с. Ивановка, природный парк, смешанный лес, 5 VI 2005, № 48, А. Шатохина.

Lamiaceae

Galeopsis bifida Boenn., **2n = 32.** АО, Ивановский р-н, Ерковецкий угольный разрез, у дороги на подстанцию, 4 IX 2004, № 42, А. Шатохина.

Leonurus japonicus Houtt., **2n = 20.** АО, г. Благовещенск, набережная р. Амур, 8 VIII 2004, № 51, А. Шатохина.

Scutellaria baicalensis Georgi, **2n = 32.** АО, Благовещенский р-н, окр. пос. Моховая Падь, на вершине сопки, 23 VIII 2004, № 54, А. Шатохина.

Гибрид *S. polyphylla* Juz. × *S. regeliana* Nakai, **2n = 32.** АО, Благовещенский р-н, правый берег р. Зея, окр. пос. Белогорье, 16 VI 2005, № 57, А. Шатохина.

Liliaceae

Lilium buschianum* Lodd., **2n = 24. АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 18 км к юго-западу от с. Варваровка, разреженные заросли лещины, 24 VII 2004, № 13, А. Шатохина.

Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl., **2n = 24. АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, разнотравный луг в районе 1-й въездной траншеи, 2 IX 2001, № 3, А. Шатохина.

Malvaceae

+*Abutilon theophrasti* Medik., **2n = 42.** АО, Благовещенский р-н, окраина с. Усть-Ивановка, вдоль дороги у соевого поля, 21 VIII 2004, № 38, А. Шатохина.

+*Hibiscus trionum* L., **2n = 56.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 17 км от с. Варваровка, у подножья отвала, 18 VIII 2004, № 12, А. Шатохина.

Melanthiaceae

Veratrum dahuricum (Turcz.) Loes. fil., **2n = 32.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, сырой луг в районе 3-го участка, 4 IX 2004, № 43, А. Шатохина.

Paeoniaceae

Paeonia obovata* Maxim., **2n = 10. АО, Тамбовский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 22 км южнее с. Варваровка, березовая роща, 21 VIII 2004, № 15, А. Шатохина.

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova, **2n = 10.** АО, Благовещенский р-н, урочище Мухинка, у ручья, 7 VI 2005, № 47, А. Шатохина.

Plantaginaceae

Plantago depressa Schlecht., **2n = 12.** АО, г. Благовещенск, сорное в дендрарии Ботанического сада, 10 VII 2004, № 2, А. Шатохина.

Polemoniaceae

Polemonium chinense (Brand) Brand, **2n = 18.** АО, Ивановский р-н, в 5 км к востоку от с. Андреевка, памятник природы «Андреевская роща», 17 VIII 2004, № 24, А. Шатохина.

Primulaceae

Androsace filiformis Retz., **2n = 20.** АО, г. Благовещенск, левый берег р. Амур у наблюдательной вышки, 8 VI 2005, № 49, А. Шатохина.

Lysimachia barystachys Bunge, **2n = 24.** АО, Октябрьский р-н, в 3 км к западу от с. Варваровка, березовая роща, 23 VII 2004, № 4, А. Шатохина.

Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb. **2n = 40.** АО, Благовещенский р-н, правый берег р. Зея, остров на территории Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН, осоково-разнотравный луг, 16 VI 2005, № 52, А. Шатохина.

Ranunculaceae

Aquilegia parviflora Ledeb., **2n = 14.** АО, Шимановский р-н, окр. г. Шимановска, березовый лес с сосной, 1 VIII 2004, № 34, А. Шатохина.

Thalictrum contortum L., **2n = 14.** АО, Ивановский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 15 км на запад от с. Варваровка, сырой разнотравный луг, 4 IX 2004, № 35, А. Шатохина.

Rosaceae

Filipendula palmata (Pall.) Maxim., **2n = 28.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 20 км от с. Варваровка, рабочий борт, разнотравный луг, 23 VII 2004, № 8, А. Шатохина.

Geum aleppicum Jacq., **2n = 42.** АО, Октябрьский р-н, окр. с. Варваровка, на лугу, 5 IX 2004, № 32, А. Шатохина.

Potentilla supina L., **2n = 28.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, 15 км от с. Варваровка, в районе 3-го участка, у подножия отвала, 2000 г., № 9153, А. Денисенко (Шатохина).

Sanguisorba tenuifolia Fisch. ex Link, **2n = 28.** АО, Ивановский р-н, окр. с. Черемхово, пойменный луг, 21 VIII 2004, № 19, А. Шатохина.

Scrophulariaceae

Pedicularis resupinata L., **2n = 16.** АО, Ивановский р-н, в 16 км к западу от с. Варваровка, луг близ дамбы, 4 IX 2004, № 36, А. Шатохина.

Violaceae

Viola brachysepala Maxim., **2n = 20.** АО, Октябрьский р-н, Ерковецкий угольный разрез, в 15 км от с. Варваровка, березовая рощица в районе 3-го участка, 24 VII 2004, № 5, А. Шатохина.

V. patrinii DC., **2n = 24.** АО, Октябрьский р-н, в 15 км к западу от с. Варваровка, Ерковецкий угольный разрез, на вершине борта дренажной траншеи, 5 IX 2004, № 21, А. Шатохина.

Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Дальневосточном региональном гербарии (VLA) при Биолого-почвенном институте ДВО РАН (г. Владивосток).

Благодарности

Автор выражает признательность В. Ю. Баркалову за уточнение некоторых видов растений, Э. Г. Рудыка — за методическую помощь при определении чисел хромосом, а также руководителю научной темы Н. С. Пробатовой — за консультации при подготовке этого сообщения.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) are presented for 40 species of the Amur Region flora, from 34 genera and 20 families.

УДК 582.3/9 : 576.316.7 (571.6) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© Н. С. Пробатова, Э. Г. Рудыка, Н. С. Павлова, В. П. Верхолат, В. А. Нечаев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ИЗ ПРИМОРСКОГО КРАЯ, ПРИАМУРЬЯ И МАГАДАНСКОЙ ОБЛАСТИ

N. S. PROBATOVA, E. G. RUDYKA, N. S. PAVLOVA, V. P. VERKHOLAT, V. A. NECHAEV. CHROMOSOME NUMBERS OF PLANTS OF THE PRIMORSKY TERRITORY, THE AMUR RIVER BASIN AND MAGADAN REGION

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
E-mail: probatova@ibss.dvo.ru
Поступила 09.09.2005

Приведены числа хромосом для 68 видов флоры российского Дальнего Востока из 55 родов и 31 семейства. Впервые исследованы 12 видов: *Cerastium furcatum* Scham. et Schlecht., *Chenopodium bryoniifolium* Bunge, *C. vachelii* Hook. et Arn., *Cleistogenes hancei* Keng, *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd, *Mazus stachydifolius* (Turcz.) Maxim., *Papaver sokolovskajae* Probat., *Parietaria micrantha* Ledeb., *Polygonum fusco-ochreatum* Kom., *Potentilla rupifraga* A. Khokhr., *Suaeda glauca* (Bunge) Bunge, *Swertia veratroides* Maxim. ex Kom. и гибрид *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. × *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel. Кроме того, для ряда видов установлены новые (не известные ранее) числа хромосом. Многие виды исследованы впервые для Российской Федерации (РФ) или для российского Дальнего Востока.

Ключевые слова: числа хромосом, сосудистые растения, Приморский край, Амурская обл., бассейн Амура, Магаданская обл., российский Дальний Восток.

Публикуемые данные представляют новые результаты кариологического изучения флоры российского Дальнего Востока. Числа хромосом определила Э. Г. Рудыка (у трех видов с пометкой С. Ш. — С. А. Шаталова). Сюда были включены также некоторые определения А. П. Соколовской, оставшиеся неопубликованными при ее жизни (с пометкой — А. С.). Комментарии к числам хромосом составила и сообщение подготовила Н. С. Пробатова. Инвазивные виды (заносные и одичавшие из культуры) отмечены значком «+». Звездочкой (*) при виде отмечены впервые исследованные виды, при числе хромосом — новое (не известное ранее у вида) число хромосом.

В целях сокращения числа литературных источников ссылки здесь даны преимущественно на справочные издания и «индексы».

Acoraceae

Acorus calamus L., **2n = 36.** Приморский край (далее — ПК): Ханкайский р-н, окр. пос. Новокачалинск, протока р. Комиссаровки, заводи близ дамбы, 4 IX 2001, № 8619, В. Верхолат; Михайловский р-н, окраина с. Григорьевка, в озерце, 24 VIII 1997, № 7474, С. Шаталова.

Голарктический (умеренно теплые и субтропические зоны северного полушария) водно-болотный вид. Это же число хромосом 2n = 36 было выявлено у *A. calamus* на Сахалине (см. Агапова и др., 1990) и на острове Кунашир, Южные Курилы (наши данные), и чаще других приводится для вида в литературе. Существует предположение, что оно является триплоидным, и, значит, популяции с российского Дальнего Востока (РДВ) стерильны. Для *A. calamus* в мировой литературе приводятся: 2n = 18, 24, 36, 42, 44, 45, 48 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Рудыка, 1990; Index..., 1981, 1988).

Alismataceae

Sagittaria aginashi Makino, **2n = 22.** ПК, Партизанский р-н, побережье залива Восток, 2 км от берега моря, травяное болото, 24 VII 2004, № 9337, В. Нечаев.

Преимущественно японский прибрежноводно-болотный вид, выходит и на приморские болота. Хотя прямые указания вида существуют только для Японии, он встречается и на материке, вероятно, также за пределами РДВ. В РФ вид распространен только на юге Приморского края спорадически. Число хромосом у *S. aginashi* определяли немногие авторы: 2n = 22 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1991). В РФ вид изучен впервые.

Alliaceae

Allium anisopodium Ledeb., **2n = 16.** ПК, Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, сухой разнотравный склон юго-восточной экспозиции, 27 V 1998, № 7631, Н. Павлова.

Южносибирско-дальневосточный скально-луговой вид. Такое же число хромосом 2n = 16 было нами получено у *A. anisopodium* с побережья оз. Ханка (Пробатова и др., 2004). В литературе также приводится 2n = 16 (в том числе из Сибири), указания же 2n = 18 и 36 с «Дальнего Востока» сомнительны (Агапова и др., 1990; Index..., 1985, 1988, 1991, 1994, 1998).

Apiaceae

+*Aegopodium podagraria* L., **2n = 22.** ПК, г. Владивосток, п-ов Муравьева-Амурского, Академгородок, сырое понижение в лесу, близ Лесной опытной станции, 22 VIII 2002, № 8895, Н. Пробатова, Н. Павлова.

Евросибирский опушечно-лесной вид. В Приморье это растение культивируется на дачных участках, где проявляет агрессивность и быстро становится сорняком (особенно на сырых послелесных участках, в условиях затенения). Виды этого рода характеризуются нестабильными числами хромосом. Что касается исследованной популяции, то растение здесь вполне натурализовалось. Полученное нами диплоидное число хромосом 2n = 22 относительно редкое у вида, чаще всего указываются 2n = 42 и 44, иногда также 2n = 38, 39, 40 (см.: Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996). *A. podagraria* до сих пор не приводили для флоры РДВ, и число хромосом у него исследовано в этом регионе впервые.

+*Aethusa synapium* L., **2n = 20.** ПК, Тернейский р-н, пос. Терней, сорное в огороде, 25 VI 2003, № 9024, И. Нестерова.

Этот европейско-средиземноморский сорный вид лишь в 2003—2004 гг. стал известен на РДВ как заносное сорное растение, пока — из единственного местонахождения (приведено выше). Для вида большинство источников приводят также 2n = 20, но некоторые (более ранние) авторы давали 2n = 22 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1968, 1984, 1988, 2000, 2003).

Aristolochiaceae

Aristolochia contorta Bunge, **2n = 14.** ПК, Шкотовский р-н, окр. с. Ново-Нежино, закустаренная пойма, V 1990, № 6987, В. Верхолат.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид. Распространен на крайнем юге и юго-западе Приморского края, нам достоверно известно единственное изолирован-

ное местонахождение *A. contorta* на Среднем Амуре (Еврейская автономная область, в районе с. Ленинское). В РФ *A. contorta* исследован впервые. Из Китая для него приводили не только 2n = 14, но и 2n = 12, однако последнее число вызывает у нас сомнения, поскольку и для близкого, европейско-кавказского, вида *A. clematitis* L. указывают 2n = 14 (Index..., 1981, 1990, 1994, 1998). У второго вида кирказона флоры РДВ, редчайшего *A. manshuriensis* Kom., в Приморском крае было установлено 2n = 28 (Соколовская и др., 1989), это же число хромосом известно для него за пределами РФ, кроме того, приводится 2n = 32 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1996, 1998).

Asclepiadaceae

Vincetoxicum atratum (Bunge) Morr. et Decne. (*Cynanchum atratum* Bunge), **2n = 22** (С. Ш.). ПК, Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, сухой разнотравный склон юго-восточной экспозиции, 27 V 1998, № 7630, Н. Павлова.

Амуро-корейский лугово-степной вид. *V. atratum* был исследован на РДВ лишь однажды: такое же — диплоидное число хромосом 2n = 22 — было получено на материале с памятника природы — сопки Сенькина Шапка в Октябрьском р-не Приморского края (Пробатова, Соколовская, 1990), а также его приводили из Китая (см.: Index..., 1990).

Asparagaceae

Asparagus oligoclonos Maxim., **2n = 20.** ПК, Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, сухой разнотравный склон юго-восточной экспозиции, 27 V 1998, № 7728, Н. Павлова.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид, лишь незначительно заходящий в южную часть Приморского края и на Верхний Амур. 2n = 20 уже дважды приводили для вида с РДВ (см.: Агапова и др., 1990; Гурзенков, 1995). Однако из Кореи для него известно 2n = 40 (Index..., 1991). В то же время для более обычного вида флоры РДВ — амуро-японского *A. schoberioides* Kunth из Кореи и Японии указывается, как и с РДВ, 2n = 20 (Агапова и др., 1990; Index..., 1991).

Asteraceae

+*Ageratum houstonianum* Mill., **2n = 20.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского, Академгородок, сорное у дороги между Биолого-почвенным и Геологическим институтами ДВО РАН, 5 X 2002, № 8891, Н. Пробатова.

Американский вид, широко культивируемый. Одно из обычных декоративных растений в Приморском крае, иногда дичает.

Artemisia macilenta (Maxim.) Krasch., **2n = 36.** ПК, Ханкайский р-н, окр. пос. Турий Рог, побережье оз. Ханка, 4 IX 2001, № 8626, В. Верхолат.

Амурский скально-отмельный вид: эндем бассейна Амура (?), факультативный псаммофит. До последнего времени число хромосом у *A. macilenta* не было известно, но недавно его сообщили из Забайкалья, окр. г. Чита (Коробков, Коцеруба, 2003), мы определили его также в заповеднике «Ханкайский», по сборам В. Ю. Баркалова (2n = 36).

+*Brachyactis angusta* (Torr. et Gray) Britt. (*B. ciliata* auct.), **2n = 14.** ПК, Партизанский р-н, залив Восток, морской берег, 2001 г., № 8781, В. Нечаев.

Североамериканский сорный вид, заносный на РДВ (особенно широко распространился на юге Приморского края). Галофит. Отличается от близкого вида *B. ciliata* (Ledeb.) Ledeb. более длинными и более заостренными листочками обертки, лишь в основании по краю с немногими ресничками, а также более длинными венчиками. На РДВ этот вид был исследован в Приморском крае и на Сахалине: 2n = 14 (Пробатова, Соколовская, Рудыка, 1991). Для видов рода *Brachyactis* Ledeb. приводили (под разными названиями и часто — в роде *Aster* L.) число хромосом 2n = 14 (см.: Хромосомные..., 1969; Index..., 1968, 1984, 1985, 1988) указание 2n = 18 для «*Brachiactis ciliata*» из Сибири (Index..., 1998) представляется сомнительным.

+*Lactuca sativa* L., **2n = 18.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского, г. Владивосток, сорное на обочине трассы в районе фабрики «Заря», 24 VI 2004, № 9304, Н. Пробатова.

Широко культивируемый и нередко дичающий в Приморье вид. В обширной литературе для него приводится преимущественно 2n = 18, но иногда 2n = 36: возможно, результат селекции (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1988, 1990, 1991, 1996, 2003).

Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd, **2n = 26. ПК: Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, сухой разнотравный склон восточной экспозиции, 27 V 1998, № 7627, Н. Павлова; Уссурийский р-н, окр. с. Корфовка, скально-каменистая вершина сопки, 11 VI 2000, № 8132, Н. Павлова.

Преимущественно амуро-корейский скально-осыпной вид. Исследован в кариологическом отношении впервые. Диплоид (2x, при x = 13). Недавно в Приморском крае был исследован эндемичный вид эдельвейса с морского побережья — *L. palibinianum* Beauverd, у которого также было выявлено 2n = 26 (Пробатова и др., 2004).

Taraxacum longicorne Dahlst., **2n = 24.** Магаданская обл. (далее — МО), южная часть, п-ов Кони, р. Кулькуты, приморский склон, 30 VII 1993, № 7126, А. Беркутенко.

Преимущественно восточносибирско-дальневосточный скально-отмельный вид. Для него существовало единственное определение числа хромосом (2n = 24), с Чукотки (см. Агапова и др., 1990), и его, очевидно, следует считать триплоидным, что нередко для представителей рода одуванчик во флоре РДВ.

Berberidaceae

Epimedium macrosepalum Stearn (*E. koreanum* auct., non Nakai, p. p.), **2n = 12.** ПК, Партизанский р-н, окр. ж.-д. станции Тигровый, юго-восточный склон сопки, под пологом широколиственного леса с преобладанием дуба монгольского, 2 VI 2001, № 8470, Н. Павлова.

К этому виду относится и определение 2n = 12 из Приморья для «*E. koreanum*» у более ранних авторов (см. Агапова и др., 1990). *E. macrosepalum* — эндем юго-восточной части Сихотэ-Алиня, горнолесной вид. Долгое время он ошибочно синонимизировался рядом авторов с *E. koreanum* Nakai. Число хромосом исследовано из «классического местонахождения» *E. macrosepalum*.

Plagiorhegma dubia Maxim. (*Jeffersonia dubia* (Maxim.) Bent. et Hook.), **2n = 12.** ПК, Партизанский р-н, окр. ж.-д станции Тигровый, 94-й км, широколиственный лес с единичными деревьями кедра корейского, 2 VI 2001, № 8477, Н. Павлова.

Преимущественно амуро-корейский лесной вид, обычное раннецветущее растение лесов на юге Приморья. Число хромосом у вида на РДВ определяли дважды,

но только близ г. Владивостока: 2n = 12, это же число выявляли для вида и в Японии (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990).

Boraginaceae

+*Symphytum peregrinum* Ledeb., **2n = 36.** ПК, Надеждинский р-н, дальние окрестности ж.-д. станции Кипарисово, в районе пос. Таежное, одичавшее на участке дачного кооператива «Кипарис», X 1998, № 7730, Н. Пробатова.

Кавказский вид, широко культивируется в Приморском крае, где легко уходит из культуры. Для вида в литературе приводятся разнообразные числа хромосом: 2n = 36, 40, 45, 65 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1985, 1988). В РФ исследован, по-видимому, впервые.

Trigonotis radicans (Turcz.) Stev. (*T. coreana* Nakai), ***2n = 24.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского, хр. Богатая Грива, широколиственный лес, по галечнику ручья, 16 VI 2003, № 9015, Н. Павлова (необычно крупный экземпляр); там же, № 8997, Н. Павлова; Хабаровский край, Комсомольский р-н, окр. г. Комсомольска-на-Амуре, Силинский природный лесопарк, V 2002, № 8804, С. Бабкина.

Амуро-корейский скально-лесной вид. Для *T. radicans* получено новое (не известное ранее) число хромосом 2n = 24, так как до сих пор существовало единственное определение хромосом у этого вида — 2n = c. 44 (Пробатова и др., 1998), где, скорее всего, 2n = 48. Преимущественно восточноазиатский род *Trigonotis* Stev. еще очень слабо исследован в кариологическом отношении: из литературы были известны виды с 2n = 36 и 48 (Хромосомные..., 1969), что позволяет предполагать здесь основное число хромосом x = 6.

Brassicaceae

Erysimum pallasii (Pursh) Fern., **2n = 36** (С. Ш.). МО, Чукотский автономный округ, Северная Корякия, Тамватнейские горы, склон горы Маронанская (634 м над ур. м.), щебнистая осыпь с куртинной растительностью, 26 VII 1994, № 7567, А. Беликович.

Азиатско-североамериканский скально-осыпной вид. Многочисленные авторы определений хромосом у *E. pallasii* сообщали 2n = 24, c. 28, 36, 42, из них на РДВ — с Чукотки, с о-ва Врангеля, из бассейна р. Колымы, а также из Восточной Сибири (ХЧЦР, 1969; Агапова и др., 1990); при этом наиболее обычны числа хромосом 2n = 24 и 36, остальные же очень редки. Тем не менее, для двух сахалинских образцов (с п-ова Шмидта) получили в последнее время 2n = 28 (Э. Г. Рудыка, по сборам В. Ю. Баркалова). Необходимы новые подтверждения полибазического состояния в пределах вида у *Erysimum* L. (x = 6 и 7?).

Caryophyllaceae

Cerastium furcatum* Scham. et Schlecht., **2n = 36. ПК, залив Петра Великого, о-в Попова, окр. пос. Старк, нижняя часть склона морской террасы, 1 VI 2003, № 8985, Н. Павлова.

Ареал этого вида не ясен (восточносибирско-дальневосточный?). Само это название у С. К. Черепанова (1995) считается *nomen dubium*. Однако, по мнению Н. С. Павловой, прибрежноморские популяции с юга Приморья (к ним относится и исследованное нами растение), скорее всего, заслуживают выделения в качестве особого вида: они характеризуются коротким оттопыренным опушением расте-

ний и наличием стелющихся вегетативных побегов в пазухах листьев почти по всему стеблю, которые в конце лета значительно разрастаются и иногда зацветают. Мы не нашли в литературе указаний числа хромосом для *C. furcatum*: очевидно, он исследован впервые. У близкородственных видов *C. fischerianum* Ser. и *C. beeringianum* Cham. et Schlecht. — 2n = 72 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1985).

Eremogone formosa (Fisch. ex Ser.) Fenzl (*Arenaria formosa* Fisch. ex Ser.), ***2n = 44.** МО, Тенькинский р-н, 332-й км Тенькинской трассы, окрестности стационара «Контакт», сухая щебнистая горная тундра у вершины сопки, 22 VIII 1993, № 7117, Н. Пробатова.

Преимущественно восточносибирско-дальневосточный горнотундровый вид, кальцефит. Для этого вида, слабо исследованного, нами получено новое (не известное ранее) тетраплоидное число хромосом: ранее на Колымском нагорье у него было выявлено 2n = 22 (см.: Агапова и др., 1990). Получается, что в пределах вида (и только в приохотско-колымской части его ареала!) существуют две расы — с 2x и 4x.

Spergularia salina J. et C. Presl. (*S. marina* (L.) Griseb.), **2n = 18.** ПК, залив Петра Великого, о-в Русский, в 2 км к востоку от пристани Подножие, бухта Новик, супралитораль, 17 X 1998, № 7724, Н. Пробатова.

Евросибирско-центральноазиатско-дальневосточный вид, галофит. На РДВ он тяготеет к морским побережьям — в Приморье, в лимане Амура, на Сахалине и южных Курильских островах, где встречается преимущественно на супралиторали и на низких приморских террасах. Мы следуем здесь С. К. Черепанову (1995), однако Н. Н. Цвелёв (2000) разделяет виды *S. salina* J. et C. Presl (*S. marina* auct., p. p.) — европейско-западноазиатский лугово-болотный, и *S. marina* (L.) Bess. (*S. salina* auct., p. p.) — литоральный европейский. В этом свете не ясна видовая принадлежность дальневосточных популяций. Особый интерес для нас имеет тот факт, что в довольно обширной литературе по хромосомам этих видов в подавляющем большинстве работ приводится число хромосом 2n = 36 и лишь очень редко — 2n = 18 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1984, 1988, 1990, 1996, 1998, 2000, 2003). Принимая во внимание запутанную номенклатурную ситуацию с этими видами, а также характер распространения и обитания растений на РДВ, учитывая данные по числам хромосом, мы не исключаем того, что на восточной окраине Азиатского материка существует особый, диплоидный вид этого родства. Необходимы дальнейшие исследования на РДВ.

Chenopodiaceae

Chenopodium bryoniifolium* Bunge, **2n = 18. ПК, Хорольский р-н, пос. Хороль, 1985 г., М. Игнатов.

Восточносибирско-дальневосточный скально-отмельный вид, выходит и на морские побережья. Встречается в южной (материковой) части РДВ. Число хромосом определено для вида впервые.

C. vachelii* Hook. et Arn., **2n = 36 (А. С.). ПК, Октябрьский р-н, левый берег р. Раздольная (Суйфун) ниже с. Фадеевка, на отмели, 1985 г., № 6609, М. Игнатов.

Амуро-японский (?) скально-отмельный вид. В РФ он заходит на юге Приморья и редко — на Верхнем Амуре. Выходит и на морские побережья. Вид исследован впервые в кариологическом отношении.

Suaeda glauca* (Bunge) Bunge, **2n = 18. ПК, Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, близ устья р. Артемовки, песчано-галечный берег моря, 26 X 2003, № 9106, Н. Павлова.

Этот относительно редкий на РДВ прибрежноморской (супралиторальный) вид впервые исследован в кариологическом отношении. Ареал его, вероятно, такой же, как у более обычного в Приморье *S. heteroptera*, и скорее всего, этот вид отсутствует в Сибири.

S. heteroptera Kitag., **2n = 18.** ПК, Шкотовский р-н, окр. пос. Шкотово, низкая морская терраса близ устья р. Артемовки, сырые засоленные илистые участки, 26 X 2003, № 9105, Н. Павлова.

Преимущественно китайско-корейский прибрежноморской (лугово-болотный) вид, заходящий в РФ на юге Приморья. Этот вид ранее исследовали близ г. Владивостока, на побережье Амурского залива: также 2n = 18 (Пробатова, Рудыка, Соколовская, 1998; Шаталова, 2000). Других сведений в литературе не найдено.

Convallariaceae

Polygonatum desoulavyi Kom., **2n = 20.** ПК, Партизанский р-н, окр. ж.-д. станции Тигровый, склон сопки, широколиственный лес с единичными деревьями кедра корейского, 2 VI 2001, № 8472, Н. Павлова.

Преимущественно китайско-японский опушечно-лесной вид, заходящий в пределы РФ лишь в южной половине Приморского края. Приведенное прежде число хромосом 2n = 18, судя по документирующему гербарному материалу, относится не к этому виду, а к *P. involucratum* (Franch. et Savat.) Maxim. (Агапова и др., 1990). Позднее для *P. desoulavyi* отечественные авторы уже приводили 2n = 20, но зарубежные — 2n = 18 и 22 (см.: Агапова и др., 1990; Index..., 1994, 1996).

P. stenophyllum Maxim., **2n = 30.** ПК, Уссурийский р-н, окр. с. Корфовка, в пойме ручья, 11 VI 2000, № 8129, Н. Павлова.

Амуро-корейский пойменно-луговой вид. Ранее для него уже были известны немногочисленные определения хромосом (2n = 30), из Приморского края и из КНР, но из Кореи — 2n = 24 (Агапова и др., 1990; Index..., 1984, 1996; Chromosome index..., 2004).

Fabaceae

Lespedeza tomentosa (Thunb.) Maxim., **2n = 20.** ПК, Хасанский р-н, окр. пос. Хасан, увалы севернее оз. Лотос (Дорицине), арундинеллово-мискантусовое высокотравье на южном склоне, 12 IX 2000, № 8508, В. Верхолат.

Южноазиатско-восточноазиатский опушечно-лесной вид. В РФ он встречается только на юге Приморского края, на сухих и остепненных склонах, не часто. Малоисследованный вид. Мы нашли в литературе раннее указание числа хромосом 2n = 20 для *L. tomentosa* (Хромосомные..., 1969), однако позднее В. Н. Стародубцев (1997) привел для *L. tomentosa* иное число хромосом — 2n = 22, и также — из Хасанского р-на Приморья. В роде *Lespedeza* Michx. для ряда видов характерна вариабельность числа хромосом. Необходимы дальнейшие исследования.

Oxytropis evenorum Jurtz. et A. Khokhr., **2n = 48.** МО, среднее течение р. Буорчах, щебнистый склон, 21 VIII 1994, № 7179, О. Мочалова.

Преимущественно охотско-камчатский вид, эндем северной (притихоокеанской) части РДВ. Горнотундровый и скальный вид, тяготеющий к морским побе-

режьям. Полиморфный вид. В пределах *O. evenorum* выявляются две полиплоидные расы: с 2n = 48 (6x, при x = 8) и 2n = 96 (12x). *O. evenorum* ранее уже был исследован, в его «классическом местонахождении» — на Колымском нагорье, р. Б. Ауланджа, где было выявлено также гексаплоидное число хромосом 2n = 48 (см. Агапова и др., 1990), но затем у вида было установлено 2n = 96: в Северной Корякии и в Хабаровском крае, близ Охотска (Павлова, Пробатова, Соколовская, 1989). Других определений хромосом для вида не было. Мы не исключаем, что повышение уровня плоидности наблюдается именно близ границ ареала *O. evenorum*.

Podocarpium oldhamii (Oliv.) Y. C. Yang et P. H. Huang (*Desmodium oldhamii* Oliv.), **2n = 22.** ПК: залив Петра Великого, о-в Русский, северо-восточная часть п-ова Саперный, по дороге от Канала в бухту Аякс, юго-восточный склон, широколиственный лес с преобладанием дуба монгольского, 13 X 2000, № 8512, Н. Павлова; Надеждинский р-н, окр. пос. Раздольное, средняя часть восточного склона горы Клепочной, под пологом широколиственного леса, 1 X 1995 г., № 7221, В. Нечаев.

Китайско-японский опушечно-лесной вид, едва заходящий в пределы РФ на юге Приморского края, где он к тому же встречается очень редко. На РДВ число хромосом у вида исследовано впервые, но в литературе имелись данные японских авторов (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984). Число хромосом 2n = 22 у видов рода константно. Более обычен во флоре края другой вид — *P. mandshuricum* (Maxim.) Czer. (*Desmodium mandshuricum* (Maxim.) Schindl.), известный также и на Амуре, близ г. Хабаровска. Род *Podocarpium* (Benth.) Y. C. Yang et P. H. Huang (*Desmodium* auct.) в РФ представлен лишь на юге РДВ.

Pueraria lobata (Willd.) Ohwi (*P. hirsuta* auct.), **2n = 22.** ПК, Хасанский р-н, окр. пос. Мраморное, овраг в нижней части восточного склона горы Мраморной, выходящий на берег бухты Рейд Паллады, южный борт оврага, в густых зарослях с мискантусом, 10 IX 2000, № 8515, В. Верхолат.

Восточноазиатский (преимущественно китайско-японский) скальный вид, широко культивируемый во многих странах. В РФ он естественно произрастает только на крайнем юге Приморского края, где проходит северная граница его ареала. Для этого вида было известно одно определение хромосом из Приморья (также из окрестностей Мраморного), и еще — исследования ряда китайских и японских авторов, причем все приводят 2n = 22, хотя для некоторых других видов рода *Pueraria* DC. известны числа хромосом 2n = 22 и 24 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1988, 1990, 1991, 1998).

+*Vicia tetrasperma* (L.) Schreb., **2n = 14.** ПК, Михайловский р-н, в 2.5 км к северу от ж.-д. станции Ново-Шахтинская (между станциями Ново-Шахтинская и Дубининская) у с. Михайловка, сенокосный луг, 17 VII 1997, № 9626, В. Лапенко; Лучегорск, угольный разрез, 2004 г., № 9676, О. Саранчук; АО, Архаринский р-н, в 2 км к северу от пос. Архара, на поле совхоза «Архаринский», 7 VIII 2002, № 9664, О. Бабушкина.

Европейско-средиземноморский вид, занесенный в ряде регионов и стран. На РДВ считался редким заносным растением, но в последнее время отмечается его расселение в Приморье и Приамурье. Число хромосом 2n = 14 приводится для *V. tetrasperma* в очень многочисленных источниках (среди них — китайские и японские), редко — 2n = 14 + 0-1B и 28 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1968, 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1991, 1994, 1998, 2000, 2003). На РДВ *V. tetrasperma* исследован впервые.

Fagaceae

Quercus dentata Thunb. ex Murray, **2n = 24.** ПК, Партизанский р-н, окр. пос. Душкино, южный склон, дубовый лес, 20 X 1998, № 8074, В. Верхолат и Т. Орехова.

Преимущественно китайско-японский вид, заходящий в пределы РФ на юге Приморского края и на о-ве Кунашир (Южные Курилы). Число хромосом исследовано у вида впервые для РФ. В литературе для вида указывали преимущественно 2n = 24 — из Китая и Японии, но также 2n = 48 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1988, 1990).

Q. wutaishanica Mayr (*Q. liaotungensis* Koidz.), **2n = 24.** ПК, Уссурийский р-н, между селами Корфовка и Алексее-Никольское, в 5 км восточнее пос. Николо-Львовск, бассейн р. Раздольная (Суйфун), у китайской границы, VIII 2002, № 9764, Е. Беляев.

Китайско-корейский вид, совсем недавно обнаруженный в РФ — на крайнем юге Приморского края, где он очень редок: пока известен в очень немногих местонахождениях на Шкотовском плато (Беляев, 2004). Обитает на каменистых склонах и скалах, в сообществах абрикоса сибирского. Мы нашли в литературе определения хромосом у этого вида (под его синонимичным названием — *Q. liaotungensis*) — из Китая: 2n = 24 (Index..., 1988, 1990). В РФ вид исследован впервые.

Fumariaceae

Corydalis remota Fisch. ex Maxim., ***2n = 32.** ПК, залив Петра Великого, о-в Попова, окр. пос. Старк, в распадке, на сыром щебнистом субстрате, 1 VI 2003, № 8986, Н. Павлова.

Амуро-корейский лесной вид, очень полиморфный (выделяется ряд форм). Один из наиболее обычных видов хохлатки в ПК. В РФ вид исследован в кариологическом отношении впервые. Из Китая для типичного *C. remota* и его формы f. *lineariloba* приводили диплоидное число хромосом 2n = 16, а для «f. *rotundifolia*» — гексаплоидное, 2n = 48 (Index..., 1998). Других определений хромосом для вида не было. Нами получено новое — тетраплоидное число хромосом 2n = 32 для *C. remota*, что подтверждает полиморфизм вида и в кариологическом плане.

Gentianaceae

Swertia veratroides* Maxim. ex Kom., **2n = 26. ПК, Лазовский р-н, у границы Лазовского заповедника, бухта Бельцова, в районе бывшего пос. Оленевод, пойма ручья, на сырой террасе, дренированный участок, редко, 19 VIII 1999, № 7990, В. Верхолат.

Амуро-корейский опушечно-лесной вид. Описан из окр. г. Благовещенска. Редкий вид, распространенный на РДВ, главным образом, в бассейне Верхнего и Среднего Амура, а вне РДВ — в континентальных районах КНР; с большой дизъюнкцией он встречается вновь на побережье Японского моря (юго-восток Приморского края), но с островов залива Петра Великого *S. veratroides* достоверно известен пока только на о-ве Рейнеке. Приморская раса вида заслуживает особого внимания. Число хромосом у вида определено впервые.

Hemerocallidaceae

+*Hemerocallis fulva* (L.) L., **2n = 22.** ПК, Надеждинский р-н, дальние окрестности ж.-д. станции Кипарисово, окр. пос. Таежное, дачный кооператив «Кипарис», одичавшее на садово-огородном участке, 1998 г., № 7813, Н. Пробатова.

Широко культивируется в Приморском крае как декоративное растение и легко дичает, становясь трудноискоренимым. Культивируется обычно махровая форма (исследована нами), она размножается вегетативно. Родина — вероятно, Китай. В литературе имеется множество данных по числам хромосом у *H. fulva* (особенно из Китая): 2n = 22 (большинство определений), 33, 36, 44, 48 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991, 1994, 1996, 1998, 2003).

Iridaceae

Iris ensata Thunb. (*I. kaempferi* Siebold ex Lem.), **2n = 24.** АО, Благовещенский р-н, между селами Сергеевка и Марково, в 2—3 км от берега р. Амур, у подножия сопки, поросшей дубняком, 17 V 1996, № 7252, Н. Павлова.

Восточносибирско-дальневосточный (преимущественно амуро-японский) болотно-луговой вид, широко распространенный в Приморье и Приамурье (но отсутствует по Амуру ниже Хабаровска), заходит и на о-в Кунашир. Ранее на РДВ число хромосом у *I. ensata* было известно в Приморском крае: из бассейна оз. Ханка и с р. Раздольная (Суйфун), с о-ва Попова в заливе Петра Великого (2n = 24 — Агапова и др.., 1990; Стародубцев, Миронова, 1990; Пробатова и др., 2000). А. В. Шатохина (личное сообщение) также выявила 2n = 24 у *I. ensata* в Амурской обл. Судя по всему, это число хромосом у вида константно. Вне РДВ имеется много данных (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1968, 1981, 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 2000), однако 2n = 40, указанное во многих источниках для «*I. ensata*», относится не к этому виду, а к *I. oxypetala* (см. ниже).

I. laevigata Fisch. et C. A. Mey., **2n = 32.** ПК: Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, близ ж.-д. на Хасан, сырой участок, 27 V 1998, № 7640, Н. Павлова; Амурский залив, мыс Песчаный напротив г. Владивостока, склон сопки, 10 VI 2003, № 9002, Н. Павлова; Черниговский р-н, осоково-злаковое болото, 10 VI 1962, № 267, А. Соколовская (VLA).

Восточносибирско-дальневосточный лугово-болотный вид, широко распространенный на РДВ (кроме северной половины региона). Для *I. laevigata* существовало единственное определение хромосом с РДВ — из бассейна оз. Ханка (Агапова и др., 1990 — выше приводится происхождение исследованного образца А. П. Соколовской). Большинство авторов из Сибири, а также из Японии сообщали для *I. laevigata* 2n = 32, однако встречаются единичные указания 2n = 28 и 34, вероятно, относящиеся к другим видам (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1981, 1984, 1988, 1990, 1991).

I. oxypetala Bunge (*I. lactea* subsp. *chinensis* Kitag., *I. ensata* auct.), **2n = 40.** ПК: Хасанский р-н, окр. пос. Посьет, сыроватая луговина у берега моря, 9 X 1995, № 7205, Н. Павлова; Уссурийский р-н, окр. пос. Корфовка, сыроватые луговины близ дороги, на уплотненных участках, 11 VI 2000, № 8138, Н. Павлова; Уссурийский р-н, с. Пуциловка, пастбище, сырые участки, 17 IX 1995, № 7618, Н. Павлова.

Преимущественно китайско-корейский сыролуговой вид, выходит и на морские побережья. *I. oxypetala* едва заходит в пределы РФ — на юге Приморского края. Близкородственным ему считается южносибирско-центральноазиатский вид *I. lactea* Pall., у которого в Сибири многократно выявляли также число хромосом 2n = 40

(Агапова и др., 1990). Из Приморского края (Хасанский р-н, бухта Экспедиции) для *I. oxypetala* до сих пор существовало единственное определение хромосом (2n = 40), а еще раньше это число было ошибочно отнесено к «*I. ensata* var. *chinensis*» (разъяснение см. у Н. Д. Агаповой и др., 1990). Следует сказать, что долгое время *I. oxypetala* неправильно называли «*I. ensata*», что разъясняется у Н. С. Павловой (1987). Отсюда многие указания для последнего вида числа хромосом 2n = 40 (а также, возможно, и 2n = 80) относятся на самом деле к *I. oxypetala*, в то время как у амуро-японского вида *I. ensata* Thunb. (*I. kaempferi* Siebold ex Lem.) — 2n = 24 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1968, 1981, 1984, 1985, 1988, 1991, 1994, 2000). Однако число 2n = 32, приведенное недавно для «*I. lactea* subsp. *chinensis*» из Китая (см.: Index..., 2003), относится, без сомнения, к какому-то (третьему) виду — возможно, к *I. laevigata* Fisch. et Mey.

I. sanguinea Hornem. (*I. orientalis* Thunb., non Mill.), **2n = 28.** АО, Благовещенский р-н, между селами Марково и Сергеевка, у подножия склона с дубняком, 17 V 1996, № 7250, Н. Павлова.

Преимущественно амуро-японский луговой вид, достаточно характерный для южной половины РДВ (в особенности для его континентальной части). Описан из Японии. Ранее число хромосом у вида уже определяли в Амурской обл. (бассейн р. Зея) и в южной части Приморского края, большей частью как «*I. orientalis*»: 2n = 28 (Агапова и др., 1990; Стародубцев, Миронова, 1990), ряд китайских авторов также приводили это число хромосом, но из Кореи — 2n = 26, 28 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1984, 1990, 1991, 1998). Все же есть основания полагать, что число хромосом у этого вида константно.

I. uniflora Pall. ex Link, ***2n = 32.** АО, Благовещенский р-н, окр. пос. Ново-Петровка, луга в долине р. Зея, 16 V 1996, № 7253, Н. Павлова.

Восточносибирско-дальневосточный (преимущественно амуро-корейский) опушечно-луговой вид, очень полиморфный. Выходит и на морские побережья РДВ, известен на ряде островов залива Петра Великого (Пробатова и др., 1998). Ранее на РДВ он был исследован в Приморском крае: в бассейне р. Рудной, окр. Дальнегорска — 2n = 16 и на о-ве Попова — 2n = 48 (см. Агапова и др., 1990). Недавно А. В. Шатохина (личное сообщение) дважды выявила у *I. uniflora* в Амурской обл. 2n = 48, так что указание для этого вида 2n = 42, из Сковородино Амурской обл. (О. И. Захарьева, в: Агапова и др., 1990), а также из Сибири (Index..., 1988) — возможно, также следует принимать как гексаплоидное число 2n = 48. Нами выявлена новая — тетраплоидная раса вида, с 2n = 32. Числа хромосом подтверждают очень значительный полиморфизм у *I. uniflora*. В связи с этим представляет большой интерес изучение распределения хромосомных рас в ареале вида, и в особенности — наиболее древней — диплоидной расы (с 2n = 16).

I. ventricosa* Pall., **2n = 28. ПК, Уссурийский р-н, в 3 км к западу от с. Корфовка, остепненный склон сопки, 11 VI 2000, № 8130, Н. Павлова.

Преимущественно монголо-даурский лугово-степной вид. На РДВ он едва заходит на юг и юго-запад Приморского края — по р. Раздольной (Суйфун) и в бассейне оз. Ханка. Это третье местонахождение на РДВ очень редкого, оригинального вида. Число хромосом определено у вида впервые.

Iris vorobievii N. S. Pavlova, **2n = 14.** ПК, Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, сухой разнотравный юго-восточный склон, 27 V 1998, № 7632, Н. Павлова.

Желтоцветковый вид ириса, один из наиболее редких и малоизученных видов флоры РФ: известен только на крайнем юге Приморья, а за пределами РДВ — на севере Корейского п-ова и, по всей вероятности, он встречается также в Северо-Вос-

точном Китае. Был описан в 1987 г., из Хасанского р-на Приморского края (Краскино). Опушечно-луговой вид. Близок к *I. humilis* Georgi (*I. mandshurica* Maxim.), с которым его прежде смешивали. Как выяснила Н. С. Павлова (1987), эти виды различаются многими признаками, а теперь также и по числам хромосом. Большой интерес представляет диплоидное число хромосом 2n = 14, установленное у *I. vorobievii*: впервые такое число было опубликовано по материалу из Хасанского р-на, под ошибочным определением «*Iris mandshurica*» (О. И. Захарьева, в: Агапова и др., 1990). Одновременно (и снова под таким же определением) из Хасанского р-на (Цукановка) приводится 2n = 14 (Стародубцев, Миронова, 1990 — как «*I. mandshurica*»). В последнее время Э. Р. Рудыка также получила для *I. vorobievii* 2n = 14, по сборам А. Е. и З. В. Кожевниковых. У нас нет сомнений в том, что эти данные в действительности относятся к *I. vorobievii*, но 2n = 34 (и все также — для «*I. mandshurica*») в нашей работе (Пробатова, Соколовская, 1988) маловероятно: такое число, скорее всего, явилось следствием ошибки на каком-то этапе работы с материалом, хотя документирующий гербарный образец (№ 6556) был именно из окрестностей пос. Краскино и принадлежит к *I. vorobievii*. Справедливости ради надо отметить, что существовали ранние указания 2n = 34 для «*Iris mandshurica*» (Хромосомные..., 1969), а позднее из Северо-Восточного Китая под этим названием было приведено 2n = 28 (Index..., 1998), если только хотя бы часть этих указаний не относится, и в самом деле, к *I. humilis*. Ввиду очень запутанной номенклатурной ситуации, считаем необходимым проведение специального кариологического изучения *I. vorobievii*, как вида с наименьшим для рода и очень редким числом хромосом 2n = 14.

Pardanthopsis dichotoma (Pall.) Lenz (*Iris dichotoma* Pall.), **2n = 32.** АО, Сковородинский р-н, в 1.5 км от с. Албазино, левый берег р. Амур, остепненный луг, 13 V 1996, № 7251, Н. Павлова.

Преимущественно амурский лугово-степной вид, который, однако же, едва заходит в пределы РДВ на Верхнем Амуре (выше г. Благовещенска). Представитель монотипного рода, единственный вид которого связан с сухими местообитаниями и остепненными группировками. Редкий вид, и на РДВ он исследован впервые. Ранее *P. dichotoma* был исследован в Читинской обл., а также в Китае: 2n = 32 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1990; Index..., 1998). Выделенный из рода *Iris* L. род *Pardanthopsis* (Hance) Lenz даже по числу хромосом обнаруживает близость с родом *Belamcanda* Adans.: у редчайшего вида флоры РДВ, «краснокнижного» *B. chinensis* (L.) DC. в Приморье — также 2n = 32 (см. Агапова и др., 1990).

Liliaceae

Lilium buschianum Lodd., **2n = 24.** ПК, Хасанский р-н, окр. с. Лебединое, разнотравный склон, 27 V 1998, № 7643, Н. Павлова.

Преимущественно амуро-корейский опушечно-луговой вид. Известны два определения хромосом для вида (2n = 24, 24 + 0-1B), оба они из бассейна р. Раздольной в Приморском крае (см. Агапова и др., 1990; Index..., 2000).

Lobeliaceae

Lobelia sessilifolia Lamb., **2n = 28.** ПК: Партизанский р-н, залив Восток, устье р. Волчанки, болотистая приморская низина, X 2001, № 8787, В. Нечаев; Шкотовский р-н, окр. пос. Романовка, сырой луг, 11 X 2003, № 9151, В. Якубов.

Восточносибирско-дальневосточный лугово-болотный вид. Для *L. sessilifolia* число хромосом 2n = 28 было выявлено ранее на материале из Приморского края,

Приамурья, Камчатки и Сахалина (Агапова и др., 1990, новые данные), и, кроме того, в Японии (Хромосомные..., 1969). Недавнее указание для вида 2n = 14 из Приморского края (Шаталова, 2000) нуждается в подтверждениях.

Menyanthaceae

Nymphoides peltata (S. G. Gmel.) O. Kuntze, **2n = 54** (С. Ш.). ПК, Михайловский р-н, с. Абрамовка, р. Абрамовка (бассейн оз. Ханка), 25 VII 1999, № 7840, С. Шаталова.

Евразиатский водный вид. Ранее на РДВ число хромосом мы определяли у вида в Приамурье: 2n = 54 (Агапова и др., 1990). В Приморском крае у *N. peltata* число хромосом определено впервые. Этот вид исследовали разные авторы и почти во всех литературных источниках приводится это же число хромосом 2n = 54, которое следует считать гексаплоидным (6x, при x = 9), но имеется и 2n = 56, из Японии (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1996). *N. peltata* — наиболее широко распространенный представитель преимущественно тропического и субтропического рода, проникающий далеко на север в умеренные широты (северная граница его ареала — на Нижнем Амуре). Второй вид этого рода во флоре РДВ — *N. coreana* (Lévl.) Hara — диплоид (2n = 18: Пробатова, Соколовская, 1989), и он едва заходит в пределы РФ на юго-западе Приморского края.

Nelumbonaceae

Nelumbium komarovii Grossh. (*N. nucifera* auct.), **2n = 16.** ПК, Хасанский р-н, окр. пос. Хасан, оз. Лотос (Дорицине), в воде у берега, 2001 г., № 8645, В. Верхолат.

Амуро-японский водно-прибрежный вид, очень редкий — «краснокнижный», все местонахождения которого охраняются. Ранее он уже был исследован в Приморском крае, в том числе близ своего «классического местонахождения» — на р. Илистой (Лефу) в бассейне оз. Ханка (2n = 16 — см.: Агапова и др., 1993). Часть литературных данных для «*N. nucifera*» из Китая и Японии, возможно, также относятся к нашему виду (Хромосомные..., 1969; Index..., 1991). Число хромосом 2n = 16 у вида константно.

Papaveraceae

Papaver sokolovskajae* Probat. (*P. anomalum* Fedde var. *hirsutum* Tolm., *P. anomalum* auct.), **2n = 42. ПК, залив Петра Великого, о-в Рейнеке, южный берег, приморский галечник, 2 X 2001, № 8636, Н. Пробатова, Э. Рудыка; **2n = 56**. ПК, залив Петра Великого: о-в Попова, окр. пос. Старк, морской берег, 1 VI 2003, № 8984, Н. Павлова; о-в Клыкова, 2001 г., № 8413, Л. Прозорова.

Название вида публикуется во «Флоре российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения...» (Пробатова, Кожевников, Баркалов и др., 2006). Белоцветковый вид приморских галечников, наиболее распространен на островах залива Петра Великого (Попова, Рейнеке, Русский, Клыкова) и побережьях материка — в Лазовском р-не Приморского края, а также близ Владивостока (описан с п-ова Песчаный, напротив г. Владивостока). Возможно его нахождение на побережьях северной части п-ова Корея. *P. anomalum* Fedde был описан с гор внутренних районов Китая, по образцам с ненормально развитыми цветоносами — не-

сущими дополнительный листочек. Наши многолетние наблюдения над островными популяциями белоцветкового мака в природе (на островах Попова и Рейнеке) не оставляют сомнений в том, что приморский супралиторальный мак представляет особый вид. Вид назван в честь первого российского кариогеографа А. П. Соколовской (1905—1995), впервые исследовавшей маки РДВ в кариологическом отношении; ее исследования по кариологии флоры Приморья, Сахалина и Камчатки инициировали в 1960-х годах развитие этого направления на РДВ.

Poaceae

Cleistogenes hancei* Keng, **2n = 40. ПК, Октябрьский р-н, окр. с. Покровка, близ пос. Заречное, памятник природы — сопка Сенькина Шапка, сухой каменистый склон, 12 V 1985, № 6548, Н. Павлова.

Китайско-корейский скально-степной вид, весьма редкий в РФ, куда он заходит восточным краем своего ареала — на юге Приморья (по долине р. Раздольная, или Суйфун). Занесен в подготавливаемую Красную книгу Приморского края. Вид исследован впервые в кариологическом отношении.

Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel. × *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel., **2n = 28. ПК, Партизанский р-н, побережье залива Восток, песчаная дюна, 17 VII 2004, № 9751, В. Нечаев.

От *E. ciliaris* гибрид унаследовал короткие закругленные верхние цветковые чешуи и ресничковидно удлиненные шипики по краю нижних цветковых чешуй. Влагалища нижних листьев коротко- и густо-волосистые, а колосковые чешуи очень длинные, по сравнению с прилегающими цветками (признаки *E. gmelinii*). Фертильный гибрид, причем всхожесть семян оказалась высокой. Для родительских видов (у которых также 2n = 28), однако же, совершенно не свойственно обитание на приморских песках (как и вообще на морских побережьях): *E. gmelinii* — вид кустарниковых зарослей на сухих склонах сопок, *E. ciliaris* — растение щебнистых склонов и скал, и оба вида, как правило, не выходят непосредственно на побережья. Кроме того, эти виды хотя и относятся к одной секции *Goulardia*, не считаются близкородственными.

Stipa baicalensis Roshev., ***2n = 44.** ПК, Уссурийский р-н, в 3 км к западу от пос. Корфовка, остепненный юго-западный склон крутой каменистой сопки, у вершины, 11 VI 2000, № 8357, Н. Павлова.

Южносибирско-дальневосточный лугово-степной вид. На РДВ он встречается главным образом на Верхнем Амуре (в бассейне р. Зея) и на юго-западе Приморского края. Вид редкий на РДВ, с сокращающимся ареалом в его дальневосточной части и потому охраняемый в Приморском крае, где он наиболее распространен в бассейне р. Раздольной. Ранее для *S. baicalensis* было известно только одно определение хромосом — 2n = 48, из «Забайкалья» (см. Агапова и др., 1993), которое мы считаем ошибочным, так как для рода *Stipa* L. характерно основное число хромосом x = 11 (а x = 6 свойственно другим родам, например, *Achnatherum*, из той же трибы *Stipeae*).

Polygonaceae

Acetosella vulgaris (Koch) Fourr. (*Rumex acetosella* L.), **2n = 28.** ПК, Партизанский р-н, окр. ж.-д. станции Тигровый, выбитая луговина, 2 VI 2001, № 8475, Н. Павлова.

Голарктический отмельный и полусорный вид. Очень полиморфный, в том числе и в кариологическом отношении: 2n = 14, 15, 16, 28, 35, 40, 41, 42 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1985, 1988 и др.), но в Приморском крае пока известно только это, тетраплоидное число хромосом 2n = 28, а на Нижнем Амуре — 2n = 14 (Пробатова, Соколовская, 1989), на Камчатке же — 2n = 42 (см. Агапова и др., 1993).

Polygonum fusco-ochreatum* Kom., **2n = 20. ПК, Партизанский р-н, побережье залива Восток, супралитораль, 27 VII 2001 г., № 8776, В. Нечаев.

Преимущественно корейский (?) прибрежноморской (супралиторальный) вид, псаммофит. В РФ он встречается только на РДВ, где заходит по морскому побережью в южную часть Приморского края. Число хромосом для вида определено впервые, причем — близ его «классического местонахождения» (*P. fusco-ochreatum* был описан из Приморья, между селами Шкотово и Речица). Диплоид (2x).

+*Reynoutria japonica* Houtt. (*Polygonum cuspidatum* Siebold et Zucc.), **2n = 44.** ПК, п-ов Муравьева-Амурского (г. Владивосток), окр. ж.-д. станции Океанская, напротив Ботанического сада, сорное на обочине трассы Владивосток—Хабаровск, 16 X 1998, № 7722, Н. Пробатова.

По-видимому, японский вид. Широко культивируется в Приморском крае, где он очень устойчив и дичает. Известен также на Южном Сахалине и южных Курильских островах. Для вида указываются разнообразные числа хромосом (под разными видовыми названиями, также и в роде *Fallopia*), соответствующие разным уровням плоидности: 2n = 44, 66, 88, 110 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1988, 1996, 2003). На РДВ этот вид исследован впервые. Полученное нами число хромосом — наименьшее известное для вида и, по-видимому, тетраплоидное (4x).

Rosaceae

+*Alchemilla murbeckiana* Buser, **2n = 64.** ПК, Партизанский р-н, ж.-д. станция Тигровый, сырая луговина близ вокзала, 2 VI 2001, № 8471, Н. Павлова.

Для этого вида, очень редкого заносного растения на РДВ, мы нашли в литературе более ранние определения хромосом 2n = 64 и 102—109 (Хромосомные..., 1969). Полученное нами число хромосом 2n = 64 (по-видимому, октоплоидное), тем не менее, одно из самых низких в сложнейшем апомиктическом роде *Alchemilla* L. Род манжетка совершенно не свойственен флоре РДВ, однако в последнее время в наш регион проникло уже немало видов этого рода, а *A. subcrenata* Buser, по наблюдениям Н. С. Пробатовой (в 1965—1971 гг.) и более поздним — В. В. Якубова (личное сообщение), уже давно натурализовался на о-ве Беринга (Командорские острова).

Comarum palustre L., **2n = 28.** ПК, Михайловский р-н, в 6 км на северо-восток от пос. Новошахтинский, у берега озера, в зарослях тростника, 14 VII 2004, № 9333, В. Лапенко.

Голарктический болотный вид. Нами получено относительно редкое число хромосом 2n = 28, недавно выявленное на РДВ в Амурской обл., Архара (Пробатова, Шатохина, Рудыка, 2005), а ранее этот вид был исследован на Сахалине — 2n = 42 и на Чукотке — 2n = 36, 42 и 60 (Агапова и др., 1993). В литературе для *C. palustre* приводится целая серия чисел хромосом: 2n = 28, 36, 42, 60, 62—64; преобладает же 2n = 42 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1988, 1990, 1996; Агапова и др., 1993).

Potentilla freyniana Bornm., **2n = 14.** ПК: п-ов Муравьева-Амурского (г. Владивосток), окр. ж.-д. станции Океанская, Ботанический сад ДВО РАН, сорное на газо-

не, 31 V 1996, № 7257, Н. Пробатова (С. Ш.); мыс Песчаный напротив г. Владивостока, склон сопки, 10 VI 2003, № 9010, Н. Павлова.

Преимущественно амуро-японский луговой и полусорный вид. Для *P. freyniana* на РДВ существовало единственное определение числа хромосом — с о-ва Попова в заливе Петра Великого, но из Японии для этого вида уже не раз приводили 2n = 14 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1994). Мы установили, что очень многие виды лапчатки из приокеанических районов РДВ — древние виды-диплоиды, в особенности на островах и морских побережьях этого региона.

+*P. intermedia* L., **2n = 28** (С. Ш.). ПК, Шкотовский р-н, окр. с. Романовка, склон к берегу р. Суходол, 19 X 1997, № 7499, С. Шаталова.

Евросибирский вид, заносный на РДВ (а, возможно, и в Сибири). На РДВ *P. intermedia* относительно редок. Он был исследован в кариологическом отношении на РДВ лишь однажды (Приморский край, Дальнегорск), но при этом было выявлено число хромосом 2n = 42 (Рудыка, 1990). Вид характеризуется явно переменной плоидностью: в литературе для *P. intermedia* приводятся числа хромосом 2n = 28, 42, 56, а чаще других — 2n = 28, его же указывали и японские авторы (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1984, 1994).

P. rupifraga* A. Khokhr., **2n = 14. МО, Ольский р-н, окр. пос. Нюкля, склон морской террасы, 24 VIII 1993, № 7127, Н. Пробатова.

Охотский эндем, прибрежноморской петрофильный вид из круга родства *P. uniflora* Ledeb. aggr. В кариологическом отношении *P. rupifraga* исследован впервые. Это — еще один пример диплоидного вида на морских побережьях РДВ. Для восточносибирско-североамериканского арктического и гипоарктического скально-тундрового вида *P. uniflora* известны три уровня плоидности: 2n = 14, 28 и 42 с Чукотки, о-ва Врангеля и из Якутии (Агапова и др., 1993).

P. tergemina Soják, **2n = 28.** ПК, окр. пос. Тавричанка, берег Амурского залива, 19 VI 2004, № 9284, В. Нечаев.

Сибирско-дальневосточный (?) лугово-степной вид, антропофит. На РДВ он считается отчасти заносным (в северных районах). Довольно многочисленные авторы приводят для *P. tergemina* тетраплоидное число хромосом 2n = 28, и, в частности, с РДВ, окр. г. Магадана (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1984), лишь однажды — 2n = 33, 36 (Index..., 1998). Вид из родства *P. multifida* L., у последнего же известны разнообразные числа хромосом (но чаще всего — также 2n = 28) (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1984, 1994, 1998).

Scrophulariaceae

Mazus stachydifolius* (Turcz.) Maxim., **2n = 20. ПК, Уссурийский р-н, окр. с. Алексее-Никольское, склон к долине р. Казачка (бассейн среднего течения р. Раздольной), 8 VI 2004, № 9270, Н. Павлова; **2n = 40**. ПК, Уссурийский р-н, окр. с. Корфовка, на сыроватых луговинах, 11 VI 2000, № 8154, Н. Павлова.

Амуро-корейский опушечно-луговой вид. Исследован в кариологическом отношении впервые. Как оказалось, у *M. stachydifolius* в пределах вида встречаются два цитотипа: с 2n = 20 и 40. Для второго вида флоры РДВ — отмельного и полусорного *M. japonicus* (Thunb.) O. Kuntze — ранее было получено в Приморье число хромосом 2n = 38, и для этого последнего вида в литературе также даются числа хромосом 2n = 38, 40, 52 (Агапова и др., 1993; Index..., 1981, 1984, 1985). Для других видов рода *Mazus* Lour. известны числа 2n = 20, 40, 60 (Index..., 2003).

+*Veronica serpyllifolia* L., **2n = 14.** ПК, Партизанский р-н, окр. ж.-д. станции Тигровый, 47-й км, сырая луговина у ж.-д. полотна, 2 VI 2001, № 8476, Н. Павлова.

Евросибирско-средиземноморский сыролуговой и полусорный вид; на РДВ, как и во многих странах — заносное. Этот вид был исследован также на Камчатке и на Курилах: 2n = 14 (Агапова и др., 1993; Рудыка, 1990). Это же число хромосом приводят для *V. serpyllifolia* почти все, довольно многочисленные, авторы, лишь очень редко — 2n = 28 (Хромосомные..., 1969; Агапова и др., 1993; Index..., 1981, 1985, 1988, 1994, 1996, 1998).

Tropaeolaceae

+*Tropaeolum majus* L., **2n = 28.** ПК, г. Владивосток, в районе ж.-д. платформы Морской городок, сорное у стены жилого дома, IX 2003, № 9097, Н. Пробатова.

Американский интродуцированный вид, широко культивируется в Приморье и иногда уходит из культуры. Число хромосом 2n = 28 у него, судя по литературе, константно.

Urticaceae

Girardinia septentrionalis Grudz. (*G. cuspidata* auct.), **2n = 20**. ПК: Хасанский р-н, южная часть, окр. оз. Птичье, гора Приозерная, западный склон, у вершины, гумусированный участок под скалами, 20 IX 2001, № 9326, В. Верхолат, В. Якубов; Надеждинский р-н, окр. ж.-д. платформы Сиреневка, дачный массив, у дороги, на куче навоза, 2000 г., № 8510, В. Капустина.

Китайско-корейский скально-лесной вид, едва заходящий в РФ на юге Приморского края. Единственный представитель преимущественно тропического рода во флоре РФ. Вид был всего однажды исследован в кариологическом отношении — в Приморском крае (2n = 20: Агапова и др., 1993). В небольшом и малоисследованном, преимущественно тропическом, роде *Girardinia* Gaudich. это число хромосом встречается и у других видов, хотя и не является единственным (Хромосомные..., 1969; Index..., 1985, 1990, 2003).

Parietaria micrantha* Ledeb. (*P. debilis* auct.), **2n = 26. ПК, Партизанский р-н, залив Восток, склон к морю, на скалах в затенении, 1999 г., № 8436, В. Нечаев.

Прежде на РДВ это растение ошибочно относили к *P. debilis* Forst. fil., что было исправлено впоследствии (Черепанов, 1995). Ареал *P. micrantha* также требует уточнения: на РДВ этот вид известен только из Приморского края и с крайнего юга Хабаровского края. Скально-лесной вид. Число хромосом у *P. micrantha* определено впервые. Этот род ранее в РФ не исследовали. Род *Parietaria* L. характеризуется разнообразными числами хромосом (2n = 12, 14, 16, 20, 26), что заставляет предполагать полибазическое состояние в этом роде; при этом 2n = 26 отмечается еще у *P. judaica* L., но у *P. debilis* (отсутствующего в РФ) — 2n = 14 и 16 (Хромосомные..., 1969; Index..., 1981, 1984, 1985, 1991, 1994, 1996, 1998, 2000).

Гербарные образцы исследованных растений хранятся в Гербарии (VLA) при БПИ ДВО РАН, г. Владивосток.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 98-04-49455, 01-04-49430, 04-04-49750).

Авторы благодарят С. В. Бабкину, М. С. Игнатова, В. Т. Лапенко, Л. А. Про-орову, С. А. Шаталову, В. В. Якубова и других коллег за содействие в наших исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Aceraceae—Menyanthaceae*. Л., 1990. 509 с.

Агапова Н. Д., Архарова К. Б., Вахтина Л. И. и др. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР: семейства *Moraceae—Zygophyllaceae*. СПб., 1993. 430 с.

Беляев Е. А. Новый для флоры России дуб — *Quercus wutaishanica* (*Fagaceae*) из Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1665—1672.

Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа некоторых растений Дальнего Востока // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Вып. 2. Уссурийск, 1995. С. 129—139.

Коробков А. А., Коцеруба В. В. Кариология видов рода *Artemisia* L. Байкальской Сибири // Ботанические исследования в Азиатской России. Т. 1. Матер. XI съезда РБО. Барнаул, 2003. С. 303—305.

Павлова Н. С. Семейство *Iridaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 2. Л., 1987. С. 414—426.

Павлова Н. С., Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Таксономический обзор семейства *Fabaceae*, числа хромосом и распространение на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток, 1989. Вып. 36. С. 20—47.

Пробатова Н. С., Кожевников А. Е., Баркалов В. Ю. и др. Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1—8 (1985—1996) / Отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Числа хромосом представителей флоры Приморского края // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 7. С. 1209—1217.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого и полуострова Муравьева-Амурского (Приморский край) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 125—130.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом сосудистых растений из Приморья, Приамурья, Сахалина, Камчатки и Курильских островов // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 120—123.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Числа хромосом некоторых представителей семейств *Asclepiadaceae*, *Asteraceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Onagraceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Urticaceae* с Дальнего Востока СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 11. С. 1619—1622.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П., Рудыка Э. Г., Шаталова С. А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102—107.

Пробатова Н. С., Шатохина А. В., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых двудольных флоры Амурской области // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 5. С. 779—792.

Рудыка Э. Г. Числа хромосом сосудистых растений из различных регионов СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 12. С. 1783—1786.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Числа хромосом некоторых видов флоры советского Дальнего Востока из семейств *Actinidiaceae*, *Aristolochiaceae*, *Fabaceae*, *Ranunculaceae*, *Saxifragaceae* // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 268—271.

Стародубцев В. Н. Числа хромосом некоторых редких видов сосудистых растений российского Дальнего Востока // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 121—122.

Стародубцев В. Н., Миронова Л. Н. Числа хромосом видов рода *Iris* (*Iridaceae*) флоры Приморского края // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 1. С. 123.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 926 с.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шаталова С. А. Числа хромосом сосудистых растений Приморского края // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 152—156.

Chromosome index to Korean native plants — 2004. Korean Plant Chromosome Research Center. 2004. 172 p.

Index to plant chromosome numbers for 1966 / Ed. by Ornduff R. // Regnum Veg. (Utrecht, Netherlands). 1968. Vol. 55. 126 p.

Index to plant chromosome numbers 1975—1978 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1981. Vol. 5. 553 p.

Index to plant chromosome numbers 1979—1981 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1984. Vol. 8. 427 p.

Index to plant chromosome numbers 1982—1983 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1985. Vol. 13. 224 p.

Index to plant chromosome numbers 1984—1985 / Ed. by Goldblatt P. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1988. Vol. 23. 264 p.

Index to plant chromosome numbers 1986—1987 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1990. Vol. 30. 243 p.

Index to plant chromosome numbers 1988—1989 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1991. Vol. 40. 238 p.

Index to plant chromosome numbers 1990—1991 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1994. Vol. 51. 267 p.

Index to plant chromosome numbers 1992—1993 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1996. Vol. 58. 276 p.

Index to plant chromosome numbers 1994—1995 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 1998. Vol. 69. 208 p.

Index to plant chromosome numbers 1996—1997 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2000. Vol. 81. 188 p.

Index to plant chromosome numbers 1998—2000 / Ed. by Goldblatt P. and Johnson D. E. // Monogr. Syst. Bot., Missouri Botanical Garden, USA. 2003. Vol. 94. 297 p.

SUMMARY

Chromosome numbers of 68 species of vascular plants from the Amur River basin, from the Primorsky Territory and Magadan Region are presented, for 12 of them chromosome counts have been made for the first time. Among the species studied, there are some endemics and rare species of the Russian Far East indigenous flora, as well as some invasive species.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 582.29 : 58.074 (470.23) + 019.941 : 002.01 : 58

Н. В. Малышева. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб.: Изд-во С.-Петербургского ун-та, 2003. 100 с. (Тр. С.-Петербургского об-ва естествоиспытателей. Сер. 3. Т. 79)

M. V. SHUSTOV. *N. V. MALYSHEVA.* LICHENS OF ST. PETERSBURG / ED. BY T. K. YURKOVSKAYA. ST. PETERSBURG: ST. PETERSBURG UNIVERSITY PRESS, 2003. 100 P. (TRANSACTIONS OF ST. PETERSBURG NATURALIST SOCIETY, SER. 3, VOL. 79)

Институт экологии Волжского бассейна РАН
445003 Тольятти, ул. Комзина, 10
E-mail: ievbras2005@male.ru
Поступила 04.10.2005

Монография Н. В. Малышевой «Лишайники Санкт-Петербурга» представляет собой основательный труд в серии работ автора по лишайникам городов России. Столь подробного, планомерного и всестороннего изучения лишайников городов ранее не проводилось. Основательная ботаническая эрудиция автора позволила разносторонне охарактеризовать лихенофлору города с исторических, географических, флористических и экологических позиций. Это первый опыт применения подходов урбанофлористики к таким объектам, как лишайники. Выбор мегаполиса С.-Петербурга в качестве модельного города оказался удачным для проведения детального анализа и ряда обобщений, важных для понимания общих процессов формирования урбанолихенофлор. На территории С.-Петербурга представлены различные элементы городского ландшафта (множество парков, некрополей, набережных и пр.), что позволило провести статистическую обработку данных по лишайникам представленных местообитаний.

Монография состоит из предисловия, 7 глав («Краткая характеристика природных условий С.-Петербурга», «Материал и методика исследования», «История изучения лишайников С.-Петербурга и его ближайших окрестностей», «Современное состояние и изменения во флоре лишайников С.-Петербурга за 270 лет», «Краткий анализ современной городской лихенофлоры», «Особенности распределения лишайников на территории города и его окрестностей», «Влияние городских условий на лишайники и лихеноиндикация атмосферного загрязнения С.-Петербурга»), заключения и списка литературы.

В отдельной главе кратко охарактеризованы природные условия С.-Петербурга, даны ссылки на необходимые литературные источники. В следующей части работы подробно изложены материалы и методика исследования. Специальная глава посвящается истории изучения лишайников города и его ближайших окрестностей. Автором обобщена и проанализирована литература (начиная с 1728 г.), в которой упоминались лишайники С.-Петербурга. Всего за это время было опубликовано 87 работ, а в гербариях (LE, H, KAZ, LECB) хранится более 500 образцов

ISSN 0371-9316

ТРУДЫ
С-ПЕТЕРБУРГСКОГО
ОБЩЕСТВА
ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

СЕРИЯ 3
ТОМ 79

Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ, 2003

лишайников, собранных 61 коллектором. Сведения о публикациях и гербарных образцах удачно сведены автором в таблицы, информативные и удобные для использования. На основании всех данных с учетом исследований, проведенных автором, на современной территории города всего за 270 лет выявлено 284 вида лишайников, относящихся к 93 родам. Из них 131 вид отнесен к исчезнувшим (длительное время — последние 60 лет, не встреченным на территории города), 31 вид — к исчезающим. Встречаемость 75 видов не изменилась, а 47 видов лишайников впервые обнаружены в С.-Петербурге за период 1990—2002 гг. В монографии приводится список лишайников С.-Петербурга, где для каждого вида дается ссылка на литературные источники, имеющийся гербарный материал. Особо отмечены виды, считающиеся исчезнувшими, а также включенные в Красную книгу Ленинградской обл.

По данным автора, современная флора лишайников С.-Петербурга насчитывает 153 вида. В монографии дается краткий таксономический анализ современной городской лихенофлоры, состав которой близок к таковому других городов европейской части России в пределах таежной зоны. Анализ состава жизненных форм городской лихенофлоры выявил преобладание накипных жизненных форм над листоватыми и кустистыми. У некоторых лишайников в условиях С.-Петербурга отмечены морфологические отклонения (диспигментация слоевищ, изменения ти-

пичной окраски, бугорчатость талломов, пролификация апотециев и др.). Особое внимание автор уделяет анализу приуроченности лишайников города к субстратам и основным типам местообитаний. Довольно удачно автор сводит в таблицу данные по частоте встречаемости, а также типам местообитаний и субстрата, что позволяет выявить приуроченность лишайников к субстратам и отдельным городским местообитаниям. Больше всего лишайников встречается на коре деревьев, значительно меньше — на камнях, древесине и почве. Отмечается произрастание лишайников на искусственных субстратах — бетоне, чугунных решетках, пластмассе и т. п. Наибольшее число видов лишайников встречается в исторических парках С.-Петербурга (74.5 % от общего числа видов современной лихенофлоры). Чуть меньше видов (63.3 %) отмечается в лесопарках, гораздо меньше (26.1 %) — в современных садах и парках, и очень мало (7.8 %) — в промышленных зонах. Географический анализ современной лихенофлоры С.-Петербурга выявил преобладание мультизонального географического элемента (около 40 % видов). Практически равное участие в сложении изученной флоры имеют бореальный и неморальный географические элементы (по 23 %).

Подробно Н. В. Малышева рассматривает особенности распределения лишайников на территории города. В монографии приведен детальный обзор лишайников исторических садов и парков, современных садов и парков С.-Петербурга, арборетумов, некрополей, набережных, исторической Петропавловской крепости, транспортных магистралей, жилой застройки, научного городка Пулковской обсерватории, загородных исторических парков, лесопарков, санаторно-курортной зоны, а также садово-дачных участков. Полученные данные иллюстрируются картами распределения лишайников в городе и в разных элементах городского ландшафта.

В завершающей части монографии обсуждается влияние городских условий на лишайники, в особенности — влияние интенсивности использования городской территории и атмосферного загрязнения. Обобщая полученные данные по влиянию городских условий на современную лихенофлору С.-Петербурга, Н. В. Малышева сопоставляет их с имеющимися сведениями по флорам лишайников городов мира. Лихеноиндикация атмосферного загрязнения С.-Петербурга проведена автором методом лихеноиндикационного картирования с использованием индекса чистоты атмосферы (IAP), на основании значений которого на территории города было выделено 5 зон загрязнения атмосферы и приведена соответствующая карта.

Монография написана хорошим литературным языком и хорошо иллюстрирована. Библиография составляет 330 источников. В целом книга получилась очень нужной и полезной для широкого круга специалистов: систематиков, флористов, ботаников, биологов разных специальностей, географов, экологов, а также преподавателей и студентов высших учебных заведений.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 3

© Б. М. Миркин,[1] Л. Г. Наумова[2]

Экология, фитоценология и оптимизация экосистем. Сборник научных трудов / Под ред. доктора биол. наук, проф. В. В. Корженевского. Ялта, 2004. 251 с.

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). ECOLOGY, PHYTOCOENOLOGY AND OPTIMIZATION OF ECOSYSTEMS. COLLECTED SCIENTIFIC WORKS. VOL. 123 / ED. BY PROF. V. V. KORZHENEVSKY. YALTA, 2004. 251 P.

[1] Башкирский государственный университет
450074 Уфа, Фрунзе, 32
[2] Башкирский государственный педуниверситет
450000 Уфа, ул. Октябрьской Революции, 3а
E-mail: geobot@bashnet.ru
Поступила 22.08.2005

Сборник посвящается 90-летию Гербария Никитского ботанического сада. Он открывается «Введением», в котором подчеркивается важность «Конвенции о биологическом разнообразии» (1992 г.), возложившей на каждое государство задачи «сбалансированного использования биологических ресурсов» и «сохранения биоразнообразия». Эти задачи актуальны для Крыма, флора и растительность которого в настоящее время подвергается усиленному влиянию человека, включая и занос видов. Противодействие этим негативным последствиям возможно как путем создания особо охраняемых природных территорий, так и оптимизацией влияния человека на экосистемы, находящиеся в режиме хозяйственного использования. Научное обеспечение решения этих вопросов определяет стратегию и тактику экологических, фитосоциологических и созологических (природоохранных) исследований, выполняемых в Никитском саду. Первые результаты этих исследований опубликованы в рецензируемом сборнике, который дает представление о всех направлениях научных исследований этого коллектива. Кроме того, в сборнике приняли участие ботаники из других научных центров, изучающих растительность южной части европейской России и Украины.

Эколого-биологический анализ флоры Крыма. Открывающая сборник статья В. Н. Голубева посвящена биологии зимнецветущих растений Крыма. Наличию во флоре этих растений способствует типичный средиземноморский климат Крымского побережья с теплой зимой (среднегодовая температура +12—14 °С) и достаточно большим количеством осадков (577 мм), 2/3 которых выпадает зимой. Собственно зимнецветущими являются только 3 вида из рода *Ruscus* (*R. hypoglossum*, *R. hyrcanus*, *R. ponticus*), остальные — либо продляют зимой позднелетнее цветение, либо зацветают вторично в годы с мягкой зимой. Автор характеризует биоморфологические типы зимнезеленых растений (продолжающих цветение за счет верхушечного нарастания генеративных побегов и соцветий, образующих пазушные цветки ниже генеративной зоны, дополнительно ветвящихся). В. В. Шаповал, в принципах, разработанных В. Н. Голубевым, выполнил биоморфологический анализ флоры депрессий юга Украины. Депрессии (поды) разнообразны и различаются по размерам (диаметр от 100—200 м до 16 км, глубина от 0.5 до 17 м). Понятны гетерогенность флоры и растительности подов, подверженных резкой сезонной и разногодичной изменчивости, связанной с затоплением и просыханием. Общий список флоры подов составил 429 видов, которые проанализированы по 6 критериям: жизненная форма, тип Раункиера, тип корневой системы, модель побегообразования, тип дезынтеграции, экобиоморфа. Автор подчеркивает, что

устойчивость растительности депрессий поддерживается благодаря экологическому разнообразию видов (от гигрофитов до ксерофитов) и широким экологическим амплитудам доминантов. В составе флоры выявлено значительное число адвентивных видов.

Популяционные исследования. А. Р. Никифоров приводит данные о популяциях *Silene jailensis* N. I. Rubtzov, крайне редкого вида «петрофитона» (термин В. Н. Голубева). Общее число особей вида в разрозненных фрагментах популяций едва превышает 500. Ставится вопрос о необходимости создания резервной популяции вида в условиях культуры с ее последующей реинтродукцией для повышения эффективности охраны. Ю. С. Волокитин и В. Н. Кузнецов изучили структуру популяции подснежника *Galanthus plicatus* Bieb. и сделали вывод о том, что этот таксон, рассматриваемый как крымский эндемик, не разделен гиатусом с *G. byzantinus* Baker, ареал которого охватывает побережье Черного моря, включая Турцию. Таксоны предлагается рассматривать как один вид в экоклинальном проявлении. Результаты изучения онтогенеза *Inula helenium* L. в природе и культуре на юге Украины публикует В. Г. Захаренко. Показано, что большую роль в размножении вида играют партикуляции, причем у девясила возможна смена жизненной формы от стержнекорневой с каудексом до короткокорневищной.

Охрана и рациональное использование флоры. Е. С. Крайнюк и Л. Е. Рыфф описывают флору п-ова Меганом, который длительное время был закрытой зоной. С одной стороны, это способствовало сохранению его растительности, но с другой — превратило территорию в «белое пятно». По этой причине публикуемая работа является пионерской. Составленный конспект флоры включил в себя 184 вида, в том числе 10 редких и 10 эндемичных видов. В статье В. В. Корженевского, Н. А. Багриковой, Л. Е. Рыфф и Л. В. Бондаревой «О состоянии флоры на территории Севастополя» показано, что городская флора очень богата, в ее составе 167 раритетных видов, из них 104 уже имеют охранный статус (19 видов включено в Красный список МСОП, 30 видов — в Европейский Красный список, 88 видов — в Красную книгу Украины). А. Р. Никифоров и В. В. Корженевский показали возможный вклад «резервных фондов» (видов, сохраняемых в культуре) в сохранение биоразнообразия Крыма. В составе «резервного фонда» сегодня 63 вида растений. В. П. Коба рассмотрел проблему воспроизводства естественных древостоев *Pinus pallasiana* D. Don — одного из главных лесообразователей Горного Крыма; проанализировал роль пожаров и семенного возобновления. Е. С. Крайнюк охарактеризовала 37 дикорастущих видов Крыма в контексте необходимости нормирования их использования. В статье П. М. Бойко рассмотрены природные ядра Нижнеднепровского экокоридора Национальной экосети Украины.

Синтаксономия. Синтаксономические исследования в Крыму были начаты более 20 лет назад В. В. Корженевским и облегчены тем, что близкие по характеру типы сообществ широко распространены в Средиземноморье, которое в этом плане хорошо изучено. Эти исследования активно продолжаются, их результаты отражены в сборнике. Наиболее интересной следует считать работу В. В. Корженевского и А. А. Клюкина о синэкологии и синморфологии растительности грязевых вулканов Крыма. «Языком синтаксономии» авторы описали сукцессии на этих уникальных динамичных ландшафтах. Л. Е. Рыфф публикует данные о новом порядке Cephalario-Seselietalia dichotomy (Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetea Korzh. 1990) растительности денудационных склонов Горного Крыма. В составе нового порядка 2 новых союза и 4 новых ассоциации. Л. В. Бондарева посвятила свое сообщение сообществам класса Crithmo-Limonietea Br.-Bl. 1947. Эти приморские сообщества неустойчивы к антропогенным нагрузкам и нуждаются в строгой охране. Н. А. Баг-

рикова проанализировала связь ассоциаций сегетальной растительности с почвенными и агроценотическими условиями. В двух работах (В. В. Голуб, Т. М. Лысенко; Ю. Карнатовская, В. Н. Деревянко) приведены результаты синтаксономических исследований европейской части России — галофитной растительности Майтуганской депрессии (Самарская обл.) и луговой и галофитной растительности Нижнеднепровских песчаных арен. В обеих работах описаны сообщества класса Festuco-Puccinellietea Soo 1968, во второй, кроме того — класса Scorzonero-Juncetea gerardii (Vicherek 1973) Golub 2001. Все синтаксономические работы выполнены в соответствии с международными стандартами публикации результатов эколого-флористической классификации растительности.

В двух работах анализируется влияние на растительность процессов современного рельефообразования (денудации). Ю. В. Корженевская привела результаты количественного анализа связи между распределением видов и сообществ и ведущими комплексными градиентами в растительности крымско-сосновых лесов. А. А. Капралов и А. А. Клюкин охарактеризовали процессы денудации юго-восточного берега Каркинитского залива.

Изучение низших растений, цианобактерий и грибов. И. С. Саркина приводит список из 59 видов базидиальных макромицетов Керченского п-ва и Присивашья, 10 из которых — новые для Крыма. Среди изученных видов 26 съедобных грибов, причем 12 настолько массовы, что отнесены к ресурсным видам. С. А. Садогурская для супралиторальной зоны п-ова Меганом (Черное море) выявила 38 видов и форм цианобактерий (*Cyanophyta*). Автор установила двухвершинную кривую видового богатства на высотном градиенте: первый пик формируется у уреза воды, второй — на высоте 1.5 м. Снижение видового богатства на высоте 0.9 м она объясняет влиянием волнобоя.

В 2 статьях (И. И. Маслов; С. Е. Садогурский и Т. В. Белич) характеризуются заповедные и естественные аквальные комплексы макрофитов фитобентоса Азовского моря. В первой работе в составе фитобентоса указано 22 новых вида водорослей (10 из *Chlorophyta*, 2 из *Phaeophyta*, 10 из *Rhodophyta*). Во второй — показано, что наиболее массовыми видами у абразивных берегов являются представители рода *Cladophora*, кроме того распространены *Zannichellia major*, *Zostera noltii* и *Enteromorpha prolifera*. В гипергалогинных лагунных озерах макроводоросли в качестве твердого субстрата используют кристаллы самосадочной соли (!). И. И. Маслов и С. С. Соколовский привели результаты мониторинга макрофитобентоса Черного моря в природном заповеднике «Мыс Мартьян». В составе макрофитобентоса заповедника выявлено 28 видов, преобладают *Rhodophyta*. Сравнение с фитобентосом пляжа Никитского сада показало, что их различия незначительны. Это вполне понятно, так как Никитский пляж — закрытый и имеет весьма умеренную рекреационную нагрузку, было бы интересно сравнить полученные данные с состоянием макрофитобентоса интенсивно используемых пляжей Ялты.

Общая оценка очередного тома трудов Никитского сада высокая. Коллектив ботаников продолжает активно изучать естественную флору и растительность Крыма как объекты охраны и использования. Эти традиционные для крымских ботаников исследования дополняют работы по сохранению и пополнению уникальной коллекции растений Никитского сада.

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47 + 57) 58 (208) (571.62)

© С. Д. Шлотгауэр

В ХАБАРОВСКОМ ОТДЕЛЕНИИ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (2003—2004 гг.)

S. D. SCHLOTGAUER.
THE KHABAROVSK BRANCH OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65
Факс (4212)21-75-73
E-mail: flora@ivep.as khb.ru
Поступила 09.11.2005

В 2003—2004 гг. работа Хабаровского отделения РБО осуществлялась по различным каналам: полевые исследования, конференции, экологические экспертизы, интеграция с вузовской наукой, собрания и экологическое просвещение. Следуя резолюции XI делегатского съезда Русского ботанического общества, в которой отмечались проблемы ботанической науки и резкий спад в стране ботанико-ресурсоведческих работ, Хабаровское отделение РБО выступило инициатором проведения конференции «Природные ресурсы Хабаровского края: проблемы науки и образования». Конференция прошла под знаком интеграции академической и вузовской наук.

Одним из наиболее интересных явился доклад д. фарм. н. **Т. А. Степановой** «Викарные виды растений Дальнего Востока как резерв для стабилизации лекарственно-сырьевой базы региона и России». Автор отметила, что из 60 видов растений, которые официально считаются промысловыми, реальное промышленное значение имеют не более 35. Только 5 % викарных видов региона включены в соответствующие фармакопейные статьи, 20 викарных видов флоры Дальнего Востока, еще не получив официальный статус заготавливаются наряду с фармакопейными. Для обоснования равноценности сырья дальневосточных и европейских видов, кроме доказательства тождественности составов, проводились сравнительное макро- и микроскопическое исследование, полный фармакопейный анализ сырья. На основании результатов комплексного исследования доказана возможность применения и других видов растений наряду с соответствующими официальными видами. Введение в фармакопею дополнительных источников популярного сырья будет способствовать укреплению не только региональной, но и федеральной сырьевой базы.

Важная проблема — «Влияние эколого-географических факторов на формирование и прорастание некоторых дальневосточных лекарственных растений» — была освещена в докладе к. б. н., доцента **А. Ф. Дулина.** Объектом исследования являлись *Schizandra chinensis*, *Fraxinus mandshurica*, *Ranunculus chinensis*, *Chelidonium asiaticum* и другие виды, обитающие в различных по широте пунктах Даль-

него Востока. Автор выявлял различные механизмы влияния эколого-географических факторов на глубину покоя семян этих видов растений.

Эксперимент показал, что доля семян с меньшей глубиной покоя возрастала с севера на юг, что автор объясняет гормональным обменом при формировании семян.

В сообщении к. б. н., доцента **Г. С. Бычковой** «Возможности микроканального размножения лекарственных растений Дальнего Востока» продемонстрирована возможность размножения *Aralia elata*. На основании экспериментального поиска были разработаны питательные среды для индукции каллусообразования на листовых пластинках аралии, для длительного пассирования, ризогенеза, стеблевого и листового органогенеза и для соматического эмбриогенеза и регенерации растений.

В докладе к. б. н. **М. В. Крюковой** «Состояние редких видов Красной книги в связи с катастрофическими пожарами в Приамурье 1998—2001 гг.» подчеркнута негативная тенденция генофонда: снижается численность экологически консервативных видов, меняются их статусы. В первую очередь подвержены риску эндемичные виды, так как они узко специализированы. Разрушение занятых ими экотопов ставит на грань вымирания десятки видов в Приамурье: *Osmundastrum claytonianum*, *Panax ginseng*, *Lilium callosum* и др.

Д. Ю. Цыренова представила оригинальные материалы по реликтовым видам гераней Дальнего Востока, которые имеют важное значение для познания истории развития рода на обширной окраине Азиатского материка. На основании литературных данных и тщательного исследования биологии, экологии и хорологии она считает, что предковые формы видов этого рода были широко распространены на территории Восточной Азии. Это были многолетние травянистые монокарпики, требовательные к теплу, влажности и свету. К реликтовым представителям ею отнесены *Geranium erianthum* и *G. eriostemon* и др.

А. Б. Мельникова в сообщении «Влияние экологических факторов на произрастание сосудистых растений на примере природного заповедника „Большехехцирский"» выразила тревогу за состояние редких и исчезающих видов. В связи с падением водности рек заповедника и изменением базиса эрозии и сокращения болотных массивов происходит интенсивное усыхание лесов темнохвойных формаций, являющихся местообитаниями редких реликтовых орхидей *Galearis cyclochila* и *Pogonia japonica*.

А. В. Ермошкин в сообщении «Состояние *Corydalis gorinensis* в природном заповеднике „Комсомольский" и на сопредельной территории» рассказал о новых находках этого узколокального эндемичного вида в бассейне р. Горин и о воздействии на его ценопопуляции пожаров и рекреационных нагрузок.

Выступление **Л. А. Антоновой** посвящено синантропной флоре южных районов Еврейской автономной области. Ею указано на активное расселение *Oenothera depressa*, *Vicia hirsuta* и др.

Ботаники Хабаровского отделения РБО принимали активное участие в работе международной конференции Сосновской коалиции экологических организаций Сибири и Дальнего Востока (Иркутск, Улан-Удэ, Владивосток), в международных конференциях Сети спасения Тайги, «Ритмы и катастрофы» (Владивосток), «Регионы нового освоения», в VII Симпозиуме «Проблемы устойчивого развития регионов в XXI веке» (г. Биробиджан), в IV Верещагинской Байкальской конференции (г. Иркутск) (Антонова Л. А., Ермошкин А. В., Бабкина С. В., Крюкова М. В. и др.).

Ботаники региона участвовали в разработке «Электронной версии Международного конгресса: общество, природа, мировое развитие», проводимой Общест-

вом мирового устойчивого развития (г. Кананаскис, Канада), 2 члена ботанического общества продолжают работы по Российско-Канадской программе «Сеть Модельных лесов мира — Модельный лес „Гассинский"», где разрабатывают систему реабилитации редких и исчезающих в результате лесопромышленного освоения Северного Сихотэ-Алиня видов растений.

Г. Ю. Морозова в 2004 г. по программе проекта «Открытое общество» участвовала в международном семинаре в США (г. Вашингтон), где сделала доклад «Plants in urbanized entviroment: population structure» in Tahoe Regional Planing Agency (USA). Позднее она поделилась своими впечатлениями о растительности и флоре тех мест США, которые посетила **М. В. Крюкова** познакомила слушателей со спецификой флоры Вьетнама. Несколько человек приняли участие в работе Всемирного фонда Дикой природы по выявлению видового состава сосудистых растений заповедников Хабаровского края. 2 ботаника были приглашены в качестве экспертов проекта GEF «Управление пожарами в лесах высокой природоохранной ценности» (Крюкова М. В., С. Д. Шлотгауэр).

За отчетный период получены гранты на 8 проектов, важнейшие из них: «Развитие сети особоохраняемых территорий в целях сохранения экосистем горных массивов Северного Сихотэ-Алиня» (руководитель — Крюкова М. В.); «Ensuring Longterm Conservation for the Russian Far East Ecoregion» (совместно с фондом Диких животных); проект РФФИ «Состояние редких видов растений Красной книги в связи с катастрофическими пожарами в Нижнем Приамурье» (руководитель С. Д. Шлотгауэр).

За истекший период ботаники провели большие инновационные и координационные мероприятия с вузами региона, институтом усовершенствования учителей, экологическими центрами и школами. Антонова Л. А., Дулин А. Ф., Ван В. М., Заугольная И. Н., Морозова Г. Ю., Цыренова Д. Ю. и др. продолжают совершенствование регионального компонента в лекционных программах Хабаровского и Комсомольского технического и педагогических университетов.

А. В. Ермошкин в составе межрегиональной общественной организации «Страж тайги» участвовал в экологическом движении «Живое море»: студенты и школьники на берегу Татарского пролива в заливе Чихачева (пос. Де-Кастри) выявляли «горячие» точки — следы нефтеразливов и нарушения лесопромышленными предприятиями правил рубок. Кроме того, он руководит экологическим молодежным движением, экологическими экспертизами при строительстве терминала, проводит общественные слушания. Им, совместно с М. В. Крюковой систематически издаются плакаты и буклеты: «Осторожно: памятники природы!», «Они нуждаются в защите».

Л. А. Антоновой с соавт. изданы «Программа по экологическому просвещению посетителей заповедников и национальных парков» и справочное пособие для учителей «Растения кедрово-широколиственных лесов Сихотэ-Алиня».

Ботаники г. Хабаровска координируют работу экологического клуба «Лотос» и «Мант-ДВ» (Международная Ассоциация независимых туроператоров Дальнего Востока), они организуют и проводят экскурсии в природу (20) со студентами, школьниками, учителями школ, сотрудниками ООПТ и Хабаровским краеведческим музеем им. Н. И. Гродекова. Особенно большую работу с населением ведут ботаники заповедника «Комсомольский». Только за текущий год ими проведено 50 экскурсий по экологическим тропам памятника природы «Силинский лес» и по заповедной территории.

Биологическое разнообразие растительного покрова, редкие и исчезающие виды, неустойчивость биотического компонента зоны экотона в Приамурье — все

эти стержневые вопросы ботанической науки востребованы в Правительстве края, Хабаровской Государственной Думе, в Государственном природоохранном Центре, Департаменте Экономического развития, в Межведомственном Центре регионально-транспортных проектов СОПС (г. Москва) и др.

Мониторинг состояния зеленых насаждений г. Хабаровска и влияния Бурейской ГЭС на растительный покров осуществляется при помощи Министерства экономического развития и внешних связей Правительства Хабаровского края и РАО ЕЭС.

За истекший период ботаники региона опубликовали 5 коллективных монографий общим объемом около 35 п. л., большая часть которых издана в краевых издательствах, в 2004—2005 г. 2 монографии изданы в издательстве «Дальнаука» и «Наука» (общий объем 25 п. л.).

Вместе с тем издание работ в центральных журналах значительно уступает вышеперечисленным формам печатной продукции. На каждого члена ботанического общества едва приходится 0.5 статьи, изданной в ведущих ботанических журналах Москвы и С.-Петербурга, также редки издания за рубежом. Особенно это относится к ботаникам г. Комсомольск-на-Амуре. Вызывает серьезную озабоченность и возрастной состав ботаников, который колеблется от 28 до 73 лет, в среднем составляя 48.6 года. Негативные тенденции, которые наблюдались в академической науке и в общем ботаническом образовании, острее проявлялись на восточной окраине России, что способствовало оттоку молодых биологов из науки.

Активная поддержка Президента и членов РБО, оказываемая Хабаровскому отделению, участие ботаников в живом общении на делегатских съездах и конференциях, интеграция с вузами, открытие аспирантуры по специальности «Ботаника», появившаяся возможность поездок в центр придают нам уверенность в том, что ботаническая наука в регионе не только сохранит высокий потенциал, но и пополнится энергичной молодежью.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 3)

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 3)

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 3. 361—520.